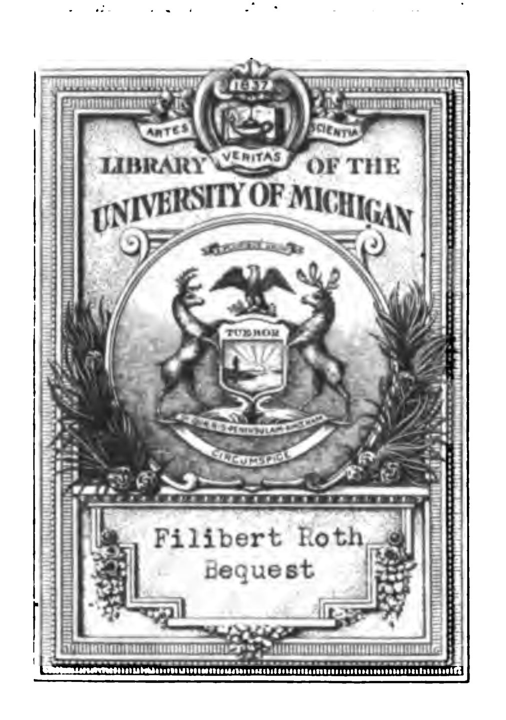
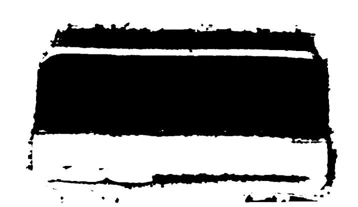
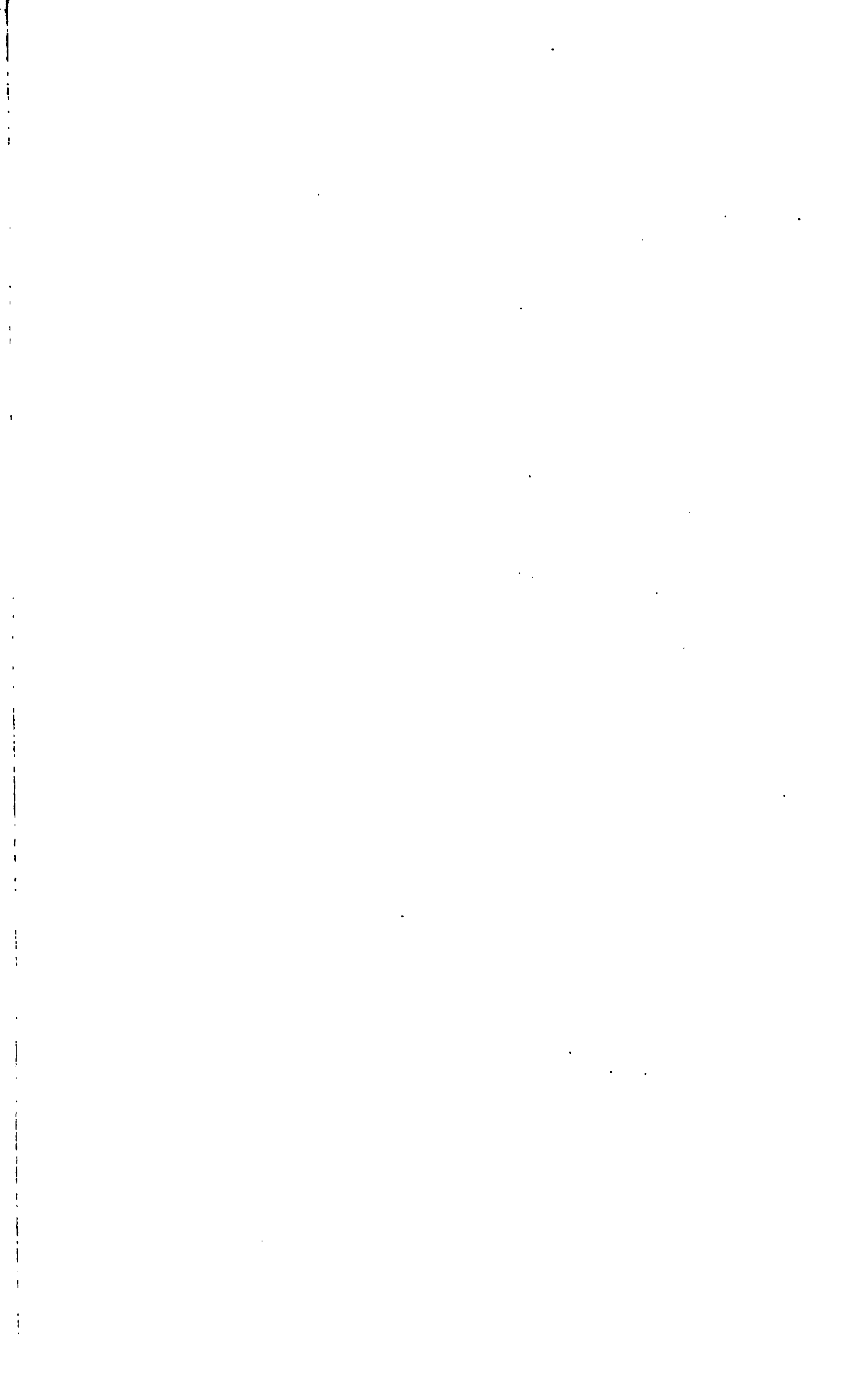



1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
CIRCUMSPICE
Filibert Roth
Bequest





Lehrbuch

der

Pflanzenphysiologie.



Filibert Roth

Lehrbuch

der

Pflanzenphysiologie

von

Dr. W. Detmer,
Professor an der Universität Jena.



Breslau,
Verlag von Eduard Trewendt.
1883.

Dem hochverdienten Forscher

Herrn Geh. Rath

Professor Dr. Julius von Sachs

als Zeichen grösster Verehrung

zugeeignet

vom

Verfasser.

Vorwort.

Im zweiten Bande des von Schenk herausgegebenen Handbuchs der Botanik sind von mir zwei Abhandlungen publicirt worden, in denen ich die wichtigsten Lehren der Physiologie der Ernährung sowie des Wachsthums der Pflanzen dargestellt habe. In dem vorliegenden Buche sind die erwähnten Abhandlungen nach erfolgter sorgfältiger Durch- und Umarbeitung des Inhalts derselben wiedergegeben; die Physiologie der Fortpflanzung und der vegetativen Vermehrung der Pflanzen wurde von mir neu bearbeitet.

Das auf diese Weise entstandene „Lehrbuch der Pflanzenphysiologie" ist in erster Linie für Studirende, welche sich auf der Universität oder anderen höheren Lehranstalten mit pflanzenphysiologischen Studien beschäftigen, bestimmt. Dem entsprechend durften die hauptsächlichsten Lehren der Anatomie und Morphologie der Gewächse sowie der Physik, Chemie und Bodenkunde als bekannt vorausgesetzt werden, wie es denn überhaupt in der Sache selbst tief begründet liegt, dass ein erfolgreiches Studium der Pflanzenphysiologie allein für denjenigen möglich ist, der den genannten Grund- und Hülfswissenschaften nicht fremd gegenübersteht.

Was die Behandlung des Stoffs anbelangt, so habe ich mich bemüht, dieselbe in streng systematischer Weise durchzuführen; es sind mir dabei mancherlei Erfahrungen zu Gute gekommen, die ich im Laufe der Jahre bei meinen Vorlesungen über Experimentalphysiologie der Pflanzen zu sammeln Gelegenheit hatte.

Das vorliegende Buch verfolgt den Zweck, den Leser in das Studium der Pflanzenphysiologie einzuführen; aber trotzdem habe ich es für nothwendig erachtet, die schwebenden Probleme der Wissenschaft zu berühren und tiefere theoretische Grundanschauungen bei meinen gesammten Darstellungen nicht aus dem Auge zu verlieren. Für denjenigen, der sich weitergehende Kenntnisse auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie erwerben will, sind anhaltende experimentelle Arbeiten sowie eindringendes Literaturstudium unerlässlich, und um dem Anfänger dieses letztere zu erleichtern, habe ich die Quellen, wenn es sich in diesem Buche um wichtigere Thatsachen oder um Theorien und Hypothesen von besonderem Werth handelte, genau angegeben.

Jena, März 1883.

W. Detmer.

Inhaltsübersicht.

Seite

Erster Theil.

Physiologie der Ernährung.

Erster Abschnitt.

Die Nährstoffe der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Der Assimilationsprozess.

Zweites Kapitel.

Die Entstehung der Proteïnstoffe in den Pflanzen.

Drittes Kapitel.

Die Aschenbestandtheile der Pflanzen.

Seite

Viertes Kapitel.

Die organischen Verbindungen als Pflanzennahrungsmittel.

Zweiter Abschnitt.

Die Molekularkräfte der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Allgemeines über die Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

Zweites Kapitel.

Specielles über die organisirten pflanzlichen Gebilde.

Drittes Kapitel.

Die Zerstörung der Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

Viertes Kapitel.

Elementare Molekularvorgänge in den Pflanzenzellen.

Fünftes Kapitel.

Die Bewegung der Gase in den Pflanzen.

Sechstes Kapitel.

Die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen.

Drittes Kapitel.

Der Athmungsprozess der Pflanzen.

Viertes Kapitel.

Das Verhalten der stickstofffreien Verbindungen der Pflanzen.

Fünftes Kapitel.

Die Translocation plastischer Stoffe in den Pflanzen.

Zweiter Theil.

Physiologie des Wachsthums.

Erster Abschnitt.

Die allgemeinen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile und das Wesen des Wachsthumsprozesses.

Erstes Kapitel.

Einleitende Bemerkungen.

Zweites Kapitel.

Allgemeine Eigenschaften wachsender Pflanzentheile.

Drittes Kapitel.

Theorie des Wachsthumsprozesses.

Viertes Kapitel.

Die Gewebespannung.

Zweiter Abschnitt.

Die durch innere Wachsthumsbedingungen hervorgerufenen Wachsthumserscheinungen.

Erstes Kapitel.

Wachsthumsgeschwindigkeit und Torsionserscheinungen.

Zweites Kapitel.

Die grosse Wachsthumsperiode.

Drittes Kapitel.

Die spontanen Nutationserscheinungen im Pflanzenreich.

Dritter Abschnitt.
Die äusseren Wachsthumsbedingungen.

Erstes Kapitel.
Die nothwendigen Wachsthumsbedingungen.

Zweites Kapitel.
Die Beeinflussung des Wachsthums durch Druck und Dehnung.

Drittes Kapitel.
Die Wirkung der Gravitation auf das Wachsthum der Pflanzen.

Viertes Kapitel.
Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Pflanzen.

Vierter Abschnitt.
Die natürliche Richtung der Pflanzentheile.

Erstes Kapitel.
Die Anisotropie und die Festigung der Pflanzentheile.

Zweites Kapitel.
Specielles über die natürliche Richtung der Pflanzentheile.

Fünfter Abschnitt.
Die Variationsbewegungen der Pflanzen.

Erstes Kapitel.
Constatirung der Erscheinungen.

Zweites Kapitel.
Die Ursachen der Variationsbewegungen.

Dritter Theil.
Physiologie der Fortpflanzung und der vegetativen Vermehrung.

Erster Abschnitt.
Die Fortpflanzung der Gewächse.

Erstes Kapitel.
Allgemeines über die geschlechtliche Fortpflanzung.

Einleitung.

Die Pflanzenphysiologie hat einerseits die Aufgabe, gewisse Phänomene, welche in Folge des Lebensprozesses der Gewächse hervortreten, zu constatiren; vor allen Dingen sucht die Pflanzenphysiologie aber andererseits Aufschluss über die den normalen Lebenserscheinungen der vegetabilischen Organismen zu Grunde liegenden Ursachen zu gewähren.

In Folge des Lebensprozesses erfahren die chemischen Bestandtheile der Pflanzen, die in den vegetabilischen Organismen zur Geltung kommenden Kräfte sowie die Formen einzelner Zellen oder ganzer Pflanzenglieder gewisse Veränderungen, und die Pflanzenphysiologie hat also insbesondere die Ursachen festzustellen, welche diese Veränderungen bedingen.

Bei dem Bestreben, die bezeichnete Aufgabe der Pflanzenphysiologie zu lösen, dürfen, wie bereits an dieser Stelle mit allem Nachdruck zu betonen ist, verschiedene Gesichtspunkte niemals aus dem Auge gelassen werden. Zunächst ist es nämlich von äusserster Wichtigkeit, bei der Beurtheilung physiologischer Phänomene keinen Augenblick zu vergessen, dass dieselben als das Resultat zweier Faktoren, nämlich der eigenthümlichen ererbten Organisations- sowie Structurverhältnisse der Pflanzen selbst und der auf die lebenden Zellen einwirkenden Einflüsse oder Reize, angesehen werden müssen.[1]) Von diesen beiden Faktoren ist namentlich jener erstere der wissenschaftlichen Erforschung ausserordentlich schwierig zugänglich, denn es handelt sich dabei ja keineswegs ausschliesslich um die Feststellung sichtbarer morphologischer und histologischer Verhältnisse, sondern vor allen Dingen um die Ermittelung der Molekularstructur der organisirten Zellenbestandtheile und um das Verständniss des durch dieselbe bedingten spezifischen Verhaltens der pflanzlichen Organismen. Vom physiologischen Standpunkte aus verdient nun unter allen Zellenbestandtheilen das Protoplasma in erster Linie das ausserordentlichste Interesse, denn dasselbe ist

[1]) Mit Rücksicht auf die hier in Rede stehenden Verhältnisse vergl. man auch die mustergültigen Darstellungen von Sachs in dessen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, pag. 225 u. pag. 717.

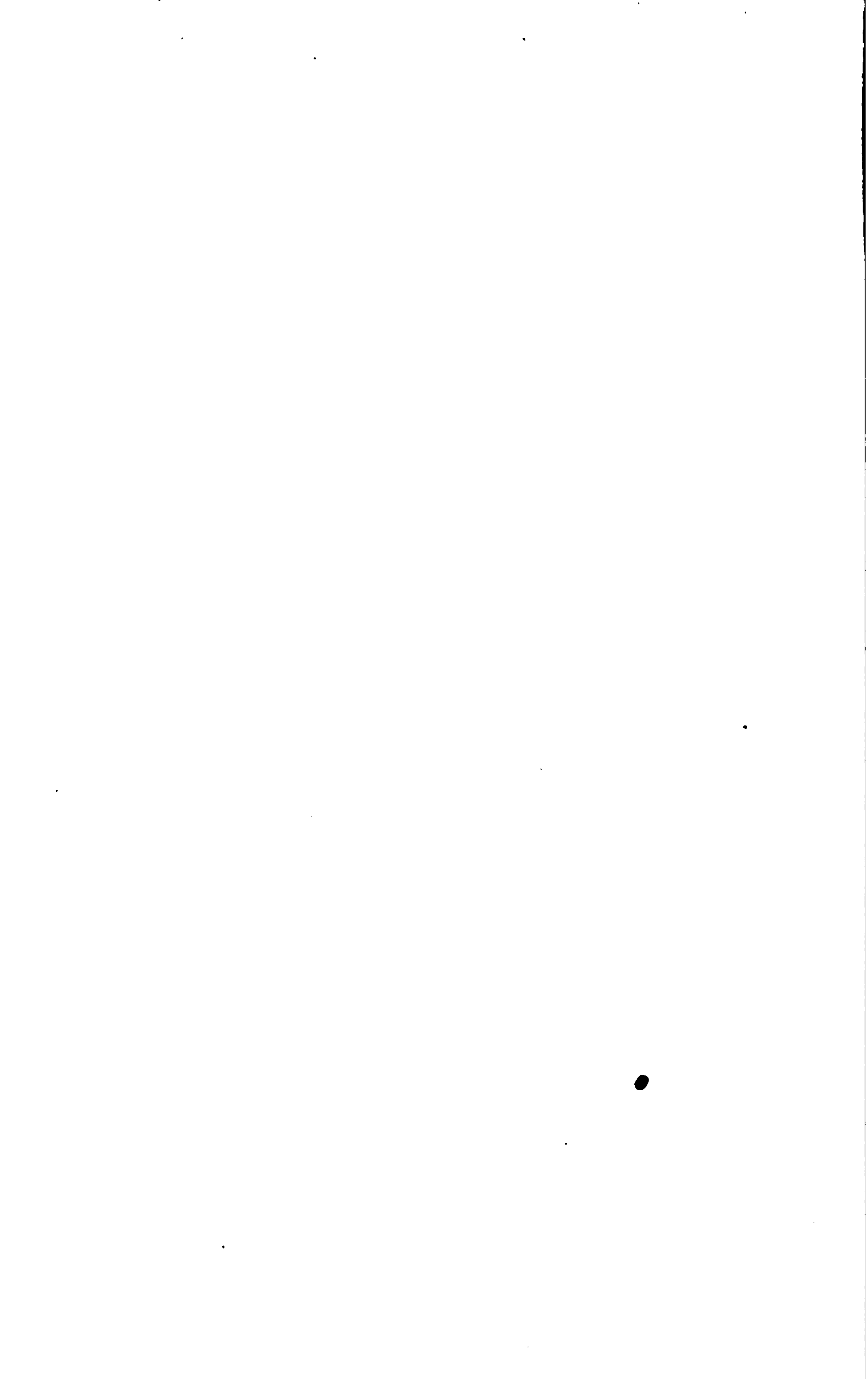
als der Träger der wichtigsten Lebenserscheinungen anzusehen. Aber leider sind wir gerade über die spezifischen Eigenschaften des Protoplasma noch immer sehr wenig unterrichtet. Zwar hat man in neuester Zeit damit begonnen, sich bestimmte Vorstellungen über die Natur der lebendigen Eiweissmoleküle zu bilden, und in diesem Buche sollen die bezüglichen Verhältnisse auch vom Standpunkte der Dissociationshypothese aus beleuchtet werden; indessen damit ist zunächst nur eine Seite des schwierigen Problems berührt. In dem Protoplasma ist die lebendige Materie ja in ganz bestimmter Weise geordnet, wodurch dasselbe schon an sich zu einem Organismus wird, und es darf also bei dem Bestreben, die Frage nach den spezifischen Eigenschaften des Protoplasma zu lösen, nicht allein Rücksicht auf die materielle Beschaffenheit der lebendigen Eiweissmoleküle genommen werden. Das Protoplasma der Zellen verschiedener Pflanzen, ja sogar das Protoplasma verschiedener Organe eines und desselben Pflanzenindividuums besitzt überdies keineswegs die nämliche Beschaffenheit. Auch reagiren verschiedene Protoplasmamassen in sehr verschiedener Weise auf die nämlichen inneren oder äusseren Reizursachen, und nach alledem ist es klar, dass es nur der ernstesten, eindringendsten Forschung gelingen kann, den Weg zur Lösung der fraglichen Probleme zu finden.

Bei der Behandlung physiologischer Fragen ist es ferner von principieller Bedeutung, nicht mehr von der Anschauung auszugehen, nach welcher in den Organismen eine ganz besondere Kraft, die Lebenskraft nämlich, thätig sei. Vielmehr werden die Lebensprozesse im pflanzlichen und thierischen Organismus von den nämlichen Gesetzen beherrscht, welche auch ausserhalb der Organismen thätig sind, wobei allerdings nicht zu übersehen ist, dass die physikalischen sowie chemischen Kräfte ihre Wirksamkeit in den lebensthätigen Zellen unter ganz besonderen Umständen entfalten und in Folge dessen auch einen ganz eigenartigen Erfolg erzielen können.

Ich bin weit davon entfernt, zu behaupten, dass es bereits heute möglich ist, das Räthsel des Lebensprozesses zu enthüllen. Unsere Kenntniss von den Lebensvorgängen der Pflanzen ist vielmehr noch immer eine sehr geringe und lückenhafte, aber die physikalisch-chemische Behandlung physiologischer Probleme schafft allein das sichere Fundament, auf welchem die Wissenschaft mit Aussicht auf Erfolg weiter bauen kann.

Erster Theil.

Physiologie der Ernährung.



Erster Abschnitt.

Die Nährstoffe der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Der Assimilationsprozess.

§ 1. Begriffsbestimmung. — Den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen fällt im Haushalte der Natur die überaus bedeutungsvolle Aufgabe zu, aus anorganischem Material organische Substanz zu erzeugen. Die producirten organischen Verbindungen können vielfältigen Veränderungen unterliegen, und sie liefern in erster Linie das Material zur Bildung der Zellenbestandtheile der chlorophyllführenden Pflanzen selbst, der chlorophyllfreien Gewächse sowie der animalischen Organismen.

Dass den einen grünen Farbstoff führenden Zellen in der That jene Fähigkeit zukommt, aus rein anorganischem Material organische Substanzen[1]) zu bilden, oder dass sie, wie man kurzweg sagt, assimiliren können, lässt sich sehr leicht nachweisen. Man braucht nur die Samen grüner Pflanzen in ein Bodenmaterial, welches völlig frei von organischen Stoffen ist, etwa in ausgeglühten Sand, auszusäen, dem Boden hinreichende Wasserquantitäten sowie genügende Mengen gewisser anorganischer Salze zuzuführen, und die sich entwickelnden Untersuchungsobjecte geeigneten Vegetationsbedingungen (hinreichend hoher Temperatur sowie günstigen Beleuchtungsverhältnissen) auszusetzen, um zu beobachten, dass der Gehalt der Pflanzen an organischen Stoffen alsbald ein viel bedeutenderer ist, als derjenige der ruhenden Samen ursprünglich war.

Als organische Bestandtheile des vegetabilischen Organismus sind stickstofffreie sowie stickstoffhaltige Verbindungen anzusehen. Diese letzteren lassen wir einstweilen ausser Acht, denn es wird sich im Laufe unserer Darstellungen zeigen, dass ihre Entstehung das Vorhandensein eines orga-

---

[1]) Wenn in diesem Buche von organischen Stoffen die Rede ist, so sind stets solche kohlenstoffhaltige Verbindungen darunter zu verstehen, die verbrannt werden können. Danach ist allein die Kohlensäure als anorganische kohlenstoffhaltige Verbindung aufzufassen. Für die ferneren Auseinandersetzungen ist es von prinzipieller Bedeutung, das soeben Gesagte niemals aus dem Auge zu lassen.

nischen Bildungsmaterials in den Pflanzenzellen voraussetzt. Für uns handelt es sich zunächst darum, die Fragen nach der Entstehung stickstofffreier organischer Substanzen ins Auge zu fassen.

Da alle organischen Stoffe Kohlenstoff enthalten, solchen Pflanzen aber, die sich, in ausgeglühtem Sande wurzelnd, entwickeln, allein die Kohlensäure der Atmosphäre als kohlenstoffhaltiges Nahrungsmittel bei der thatsächlich erfolgenden Production von organischer Substanz zur Disposition steht, so ergiebt sich, dass eben die Kohlensäure für das Zustandekommen des Assimilationsprozesses von grösster Bedeutung sein muss.

Neben der Kohlensäure beansprucht das Wasser als ein Körper, der für die Production organischer Substanz in der Pflanze unentbehrlich ist, unser besonderes Interesse, und es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass gewisse Pflanzenzellen aus Kohlensäure sowie Wasser, also aus rein anorganischen Verbindungen, stickstofffreie organische Körper zu erzeugen im Stande sind.

Wenn hiermit das Wesen des Assimilationsprozesses bezeichnet ist, so sind im Folgenden die Merkmale näher angegeben, welche für den in Rede stehenden Vorgang charakteristisch erscheinen:

1. Die Assimilation kann ausschliesslich in der chlorophyllhaltigen Pflanzenzelle erfolgen;

2. Assimilation ist nur unter dem Einflusse des Lichtes möglich;

3. Der Assimilationsprozess ist immer mit Sauerstoffabscheidung verbunden;

4. In Folge der Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanzen vermehrt;

5. In Folge des Assimilationsprozesses geht die actuelle Energie (lebendige Kraft) des Lichtes in potentielle Energie (chemische Spannkraft) der gebildeten organischen Substanz einerseits und des abgeschiedenen Sauerstoffes andererseits über.[1])

§ 2. Historisches. — Es hat sehr vieler Forschungen bedurft, um diejenigen Thatsachen, welche im vorigen Paragraphen zur Kenntniss gebracht worden sind, absolut sicher zu stellen, und der Gegenstand, mit dem wir uns zunächst zu beschäftigen haben, besitzt eine so fundamentale Bedeutung für die gesammte Pflanzenphysiologie, dass es geboten erscheint, an dieser Stelle einen kurzen Rückblick auf die Entwicklung der Anschauungen über den Assimilationsprozess zu werfen.

Als eigentlicher Begründer der Lehre von der Assimilation ist Ingenhousz anzusehen, denn durch die Arbeiten Bonnet's sowie Priestley's über das Verhalten der Pflanzen in Contact mit der Luft, ist dieselbe direkt nicht wesentlich gefördert worden. Bonnet[2]) hatte beobachtet, dass Blätter,

---

[1]) Zu dem Assimilationsprozesse in einem gewissen Gegensatze stehen die Stoffwechselvorgänge. Vergl. darüber die Darstellungen zu Beginn des 3. Abschnittes.

[2]) Vergl. Bonnet, Recherches sur l'usage des feuilles etc. Deutsch von Arnold. 1762, pag. 15.

die unter Wasser dem Sonnenlicht ausgesetzt werden, Gasblasen abscheiden. Mit dieser Beobachtung wusste Bonnet übrigens nicht viel anzufangen; er glaubte, dass das erwähnte Phänomen eine Folge der Wärmewirkung der Sonnenstrahlen wäre. Werden Blätter unter Wasser getaucht, so sind die Pflanzentheile allerdings von einer Luftschicht überzogen, und diese Luft kann in der That unter dem Einflusse der Wärmestrahlen in Form von Gasblasen entweichen. Aber der Umstand, dass viele Blätter, wenn sie insolirt werden, sehr erhebliche Gasmengen zur Abscheidung gelangen lassen, hätte bereits Bonnet zu der Ueberzeugung führen müssen, dass die von ihm geltend gemachten Anschauungen nicht zur Erklärung des beobachteten Phänomens ausreichten. Erst Ingenhousz[1]) blieb es vorbehalten, auf Grund der Resultate verschiedener Experimente den Satz auszusprechen, dass die Gasabscheidung aus Pflanzentheilen durch das Sonnenlicht als solches und nicht durch die Wärmewirkung der Sonnenstrahlen bedingt werde. Die Pflanzen sind nach Ingenhousz im Stande, die „verdorbene Luft“, welche durch Thiere, brennende Kerzen oder selbst durch Gewächse erzeugt worden ist, „zu verbessern“. Der genannte Forscher weist aber immer wieder darauf hin, dass dies nur am Tage geschehe, und dass nur die grünen Pflanzentheile im Stande sind, dephlogistirend zu wirken. Die Luft ist, wie Ingenhousz besonders betont, als ein wichtiges Nahrungsmittel der Pflanzen anzusehen, und sie wird insbesondere von den oberirdischen Theilen der Gewächse eingesogen, während die Wurzeln die Bestimmung haben, Feuchtigkeit, Salze etc. aufzunehmen.

Ingenhousz, ursprünglich ein Anhänger der phlogistischen Theorie, säumte nicht, als er mit den grossartigen Entdeckungen, die am Ende des vorigen Jahrhunderts auf dem Gebiete der Chemie gefördert worden waren, bekannt wurde, seine Anschauungen über das Verhalten der Pflanzen der Luft gegenüber mit den neu gewonnenen Ergebnissen chemischer Forschung in Einklang zu bringen. Im Jahre 1796 veröffentlichte Ingenhousz eine kleine Schrift[2]), in welcher derselbe betont, dass die grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht die Kohlensäure der Luft zu zersetzen vermögen. Der Sauerstoff wird abgeschieden, während der Kohlenstoff im vegetabilischen Organismus zurückbleibt. Die Kohlensäure der Atmosphäre wird als hauptsächlichste Kohlenstoffquelle für die Vegetation angesehen.

Noch bevor Ingenhousz die zuletzt erwähnte Schrift publicirt hatte, gab Senebier[3]) zwei Bände physikalisch-chemischer Abhandlungen heraus, in welchen er unter Hinweis auf die Arbeiten von Ingenhousz die

---

[1]) Ingenhousz veröffentlichte seine wichtigen Untersuchungsresultate in seinem Werke: Experiments upon vegetables etc. Deutsch von Scherer in den Jahren 1786 bis 88 in 2 Bänden herausgegeben.

[2]) Vergl. Ingenhousz, Die Ernährung der Pflanzen und die Fruchtbarkeit des Bodens. Deutsch von Fischer. Leipzig 1798.

[3]) Vergl. Senebier, Physikalisch-chem. Abhandlungen über den Einfluss des Sonnenlichtes auf alle drei Reiche der Natur. 2 Bände. Leipzig 1785.

Resultate seiner eigenen Untersuchungen über die hier in Rede stehenden Verhältnisse mittheilt. Dieselben stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen überein, welche von Ingenhousz gewonnen worden waren, und Senebier hat es ebenso späterhin nicht unterlassen, seine Ansichten über den Assimilationsprozess und anderweitige physiologische Prozesse, die im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommen, in sehr umständlicher Weise vom Standpunkte der neueren Chemie zu beleuchten.[1])

Im Jahre 1804 erschien nun ein berühmt gewordenes Werk Theodore de Saussure's,[2]) in welchem der Verfasser die wichtigsten Probleme der Ernährungsphysiologie der Pflanzen mit bewunderungswürdiger Einsicht und Klarheit beleuchtet. Hatten Ingenhousz und Senebier die Fragen, welche sich auf die Assimilation beziehen, nur ganz im Allgemeinen behandelt, so ging Saussure auf das Detail ein. Jenen Männern war die quantitative Methode fast fremd geblieben; für Saussure bildete sie das wichtigste Hülfsmittel zur Erforschung der Erscheinungen und ihrer Ursachen. Saussure constatirte, dass Pflanzen, deren Wurzeln sich im Wasser entwickelten, deren oberirdische, grüne Organe sich aber mit der Luft in Contact befanden, eine Bereicherung an Trockensubstanz resp. Kohlenstoff erfuhren. Nach Saussure ist die Kohlensäure der Atmosphäre als wichtigste Kohlenstoffquelle für die Vegetation anzusehen, und jenes Gas wird neben dem Wasser in den grünen Pflanzenzellen unter dem Einflusse des Lichtes zur Bildung organischer Substanzen verwendet. Unglücklicherweise hat der berühmte Genfer Gelehrte einige Experimente angestellt, deren Resultate ihn zu der Ansicht führten, dass ein gewisser, wenngleich geringer Theil der organischen Substanzen des Pflanzenleibes aus organischen (humosen) Körpern, welche die Pflanzen mit Hülfe ihrer Wurzeln aufgenommen haben, entstehen könnte. Es ist zu bedauern, dass gerade auf das Ergebniss dieser Experimente Saussure's von verschiedenen Männern, die sich mit den Fragen nach den Ernährungsvorgängen der Pflanzen beschäftigten, ein so übergrosses Gewicht gelegt wurde. In Folge dessen geriethen die Beobachtungsresultate von Ingenhousz, Senebier sowie Saussure über die Kohlensäurezersetzung seitens der grünen Pflanzenzellen mehr und mehr in Vergessenheit. Dafür bildete sich aber die Humustheorie aus, ein Umstand, der von den nachtheiligsten Folgen für die Weiterentwicklung unserer Wissenschaft geworden ist.

Thaer[3]) stellte den Satz auf, indem er sich zumal auf die Saussure'schen Beobachtungen, sowie auf gewisse Erfahrungen der Praktiker berief, dass der Humus des Bodens neben dem Wasser als Hauptnahrungsmittel der Pflanzen angesehen werden müsse. Er legte der Kohlensäure der Luft keine Bedeutung als Kohlenstoffquelle für die Vegetation bei, und ganz Aehnliches geschah während der ersten Decennien unseres Jahrhunderts

[1]) Vergl. Senebier, Physiologie végétale.
[2]) Vergl. Saussure, Recherches chimiques sur la végétation. 1804.
[3]) Vergl. Thaer, Grundsätze d. rationellen Landwirthschaft. 1809.

selbst von Seiten der Botaniker in mehr oder minder ausgeprägter Weise.[1]) Es liegt auf der Hand, dass die Pflanzenphysiologie zu einer Zeit, in der man nicht einmal über die wichtigsten Prozesse, die im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommen, gehörig unterrichtet war, keine grossen Fortschritte machen konnte. Dazu kommt noch, dass die Annahme von der Existenz der Lebenskraft in jener Zeit eine grosse Rolle in der Physiologie spielte und sich echter Forschung hindernd in den Weg stellte.

Erst im Jahre 1840, als Liebig die erste Auflage seines berühmten Werkes: „Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie" herausgab, wurde Klarheit in die auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie herrschende Verwirrung gebracht. Für uns ist dies hier vor allen Dingen von Bedeutung, dass Liebig mit aller Entschiedenheit die Ansicht vertritt, wonach nicht der Humus, sondern die Kohlensäure der Atmosphäre als wichtigste Kohlenstoffquelle für die Vegetation anzusehen ist. Der Humus ist, so hebt Liebig besonders hervor, doch unzweifelhaft als ein Zersetzungsprodukt vegetabilischer Massen anzusehen. Er konnte sich erst bilden, als die ersten Pflanzen sich entwickelt hatten. Woher sollen nun diese Gewächse ihren Kohlenstoff genommen haben?[2]) Ueberdies betont Liebig, dass die im Boden vorhandenen humosen Stoffe im Allgemeinen sehr schwer in Wasser löslich sind, also den Pflanzenwurzeln überhaupt nur in beschränkter Quantität zur Disposition stehen, und dass ein üppiger Pflanzenwuchs nicht dazu beiträgt, wie man vom Standpunkte der Humustheorie aus erwarten sollte, den Humusgehalt des Bodens zu vermindern, sondern ganz im Gegentheil den Humusgehalt des Bodens steigert. Liebig's Werk machte sehr grosses Aufsehen in der wissenschaftlichen Welt, aber alsbald erhoben sich viele Stimmen gegen die Ansichten des genannten Forschers. So haben Hlubeck, Thünen, Mulder und andere versucht, die Humustheorie mehr oder weniger aufrecht zu erhalten, und es entspann sich zwischen Liebig und seinen Gegnern ein lebhafter Streit über die uns hier speziell interessirenden sowie viele anderweitige Verhältnisse. Die Wahrheit ging siegreich aus diesem Streite hervor; man gelangte, namentlich unter Berücksichtigung der Ergebnisse solcher Experimente, bei deren Ausführung man den Pflanzen keine organischen Stoffe zur Aufnahme darbot, immer mehr zu der Einsicht, dass die Kohlensäure als wichtigstes kohlenstoffhaltiges Nahrungsmittel der grünen Pflanzen anzusehen sei, und davon ausgehend, sind im Laufe der neuesten Zeit viele und sehr gründliche Untersuchungen über den Assimilationsprozess ausgeführt worden. Keine der neueren Entdeckungen, auf die ich übrigens spezieller erst weiter unten eingehen will, besitzt aber eine so fundamentale Bedeutung für die gesammte Pflanzenphysiologie wie jene von Sachs[3]) gemachte, dass nämlich die in den Chlorophyllkörpern

---

[1]) Man vergl. z. B. Treviranus (Physiologie d. Gewächse, 1835—1838) und Meyen (Neues System d. Pflanzenphysiologie. 1837—1839).

[2]) Dieser Ausführung stehen übrigens einige Bedenken gegenüber, auf die ich jedoch nicht näher eingehen will.

[3]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitung 1862, No. 44.

der Pflanzen unter direkter Mitwirkung des Lichtes entstehende Stärke als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt aufgefasst werden muss.

3. Das Organ der assimilatorischen Thätigkeit. a) Allgemeines. Als Organ der assimilatorischen Thätigkeit sind die Chlorophyllkörper anzusehen. Dieselben kommen in den verschiedensten Pflanzen vor, und ihr Auftreten ist keineswegs auf ein bestimmtes Organ beschränkt. Alle Algen, mögen dieselben aus einer Zelle oder aus vielen Zellen bestehen, führen Chlorophyllkörper und können in Folge dessen assimiliren. Wenn der gesammte vegetabilische Organismus nur eine einzige Zelle repräsentirt, so müssen sich selbstverständlich die sämmtlichen Lebensthätigkeiten der Pflanze in dieser einen Zelle abwickeln. Bei den höheren Pflanzen, zumal den Phanerogamen, ist dagegen eine weitgehende Arbeitstheilung zu constatiren. Gewisse Organe dienen dazu, dem Boden Wasser sowie Mineralstoffe zu entziehen, andere haben die Fortpflanzung zu besorgen, wieder andere sind bestimmt, aus Kohlensäure und Wasser organische Körper zu erzeugen, also zu assimiliren etc. Und zwar erscheinen, wie auf den ersten Blick ersichtlich, vor allen Dingen die eigentlichen Laubblätter für diesen Zweck geeignet, denn sie bieten der Atmosphäre durch ihre gesammte Organisation eine grosse Oberfläche dar, sie können daher reichliche Kohlensäurequantitäten aufnehmen und in Folge ihres bedeutenden Chlorophyllgehaltes eine lebhafte Kohlensäurezersetzung unterhalten. Uebrigens ist nicht zu übersehen, dass sehr allgemein an ein und derselben Pflanze nicht nur die Laubblätter, sondern ebenso die grünen Gewebe anderweitiger Organe, z. B. der Stengeltheile oder unreifer Früchte, assimilatorisch thätig sind, wenngleich nicht in dem Maasse wie die Blätter. Wenn den Pflanzen die grünen Laubblätter fehlen, wie es bei *Equisetum, Ephedra, Ruscus* und anderen Gewächsen der Fall ist, so übernehmen die grünen Stammgebilde die Function der Blätter und erzeugen in ihren Zellen reichliche Mengen organischer Substanzen. Die Energie der Assimilation ist, wie unten gezeigt werden soll, von den herrschenden äusseren Umständen abhängig; aber ebenso wird sie in wesentlicher Weise von der speciellen Natur der Pflanzentheile selbst beeinflusst (specifische Assimilationsenergie).[1]

Die Chlorophyllkörper entstehen stets im Protoplasma. Sie besitzen nur bei den Algen mannigfaltige Gestalten. In den Zellen der höheren Gewächse erscheinen sie als rundliche oder polyëdrische Gebilde und werden dann als Chlorophyllkörner bezeichnet.

Es ist von grosser Bedeutung, dass die Chlorophyllkörper aus einer protoplasmatischen Grundmasse und einem Farbstoffgemenge, welches der ersteren imprägnirt ist, bestehen. Die Grundmasse an sich zeigt alle Reactionen der Proteinstoffe, und über die Bildung der Chlorophyllkörper hat sich Sachs, nachdem von Gris[2]) sowie anderen Forschern schon

[1]) Vergl. Weber in Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2.

[2]) Vergl. Gris, Annal. d. sc. nat. 1857. T. 7, pag. 179.

einige Untersuchungen über die Entstehung dieser Zellenbestandtheile ausgeführt worden waren, wie folgt ausgesprochen:[1])

„Niemals entstehen Chlorophyllkörner im Zellsaft, sondern immer im Protoplasma selbst. In der Substanz des letzteren bilden sich, zwischen seinen Molekülen zerstreut, Substanztheilchen von wenigstens zweierlei Art, nämlich solche von eiweissartiger Natur und solche eines Chromogens, welches den Chlorophyllfarbstoff liefert. Beiderlei Moleküle, anfangs im Protoplasma gleichmässig vertheilt, sammeln sich später um bestimmte Anziehungspunkte, wobei sie sich von denen des Protoplasma selbst mehr und mehr absondern und unter sich zusammenlagern, Chlorophyllkörner bilden.“

Die Stärkekörner, welche, wie später ausführlicher gezeigt werden soll, in Folge des Assimilationsprozesses in den Chlorophyllkörpern entstehen, haben nichts mit der Bildung derselben zu thun. Man hat allerdings angenommen, das sich in manchen Fällen ergrünende Protoplasmamassen zur Bildung von Chlorophyllkörpern um Stärkekörner ansammeln, aber die neueren Untersuchungen Schimper's[2]) lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass die Gebilde, welche auf die angedeutete Weise entstehen sollen, nichts anderes als ergrünte Stärkebildner sind, die sich also in Folge der Pigmentbildung in Chlorophyllkörper umgewandelt haben. (Genaueres über die Stärkebildner vergl. übrigens im § 71 unter c.)

Manche Pflanzen und Pflanzentheile zeigen keine grüne Farbe, enthalten aber dennoch Chlorophyll und sind in Folge dessen im Stande, zu assimiliren. So ist es bei vielen Algen, indem nämlich die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörper neben dem grünen Chlorophyllfarbstoff noch mit Chromogenen von anderer Farbe imprägnirt ist, wodurch eben die grüne Färbung des ersteren Farbstoffes verdeckt wird. Die blaugrünen Phycochromaceen führen in ihren Chlorophyllkörpern neben dem Chlorophyllpigment einen in Wasser löslichen Farbstoff (wahrscheinlich ein Farbstoffgemisch), das Phycochrom. In den Chlorophyllkörpern der Florideen hat man einen in Wasser löslichen Körper, das Phycoerythrin, der die rothe Farbe jener Algen bedingt, entdeckt. Die Fucaceen und Diatomeen führen einen in Alkohol löslichen braungelben Farbstoff in ihren Chlorophyllkörpern.

Ebenso hat Wiesner[3]) in den Zellen des Haut- und Grundgewebes von *Neottia nidus avis* und der Orobanchen bräunliche Farbstoffkörperchen entdeckt, die sich bei der Behandlung der Pflanzengewebe mit Alkohol, Aether oder Benzin grün färben. Der braune Farbstoff ist leichter in jenen Flüssigkeiten löslich als der grüne. Dieser letztere ist mit dem Chlorophyllpigment identisch und Drude hat sogar constatiren können, dass die *Neottia nidus avis* im Stande ist, schwach zu assimiliren.

Manche chlorophyllreiche Laubblätter erscheinen nicht grün, weil ihre chlorophyllführenden Zellen selbst noch anderweitige Farbstoffe (im Zellsaft

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie d. Pflanzen. pag. 315.
[2]) Vergl. Schimper, Botan. Zeitung 1880. No. 52.
[3]) Vergl. Wiesner, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botan. 8 Bd. pag. 576.

gelöste) enthalten, oder weil sie von einer besondere Farbstoffe führenden Epidermis überzogen werden. Das letztere ist z. B. bei den jüngeren Pflanzen von *Atriplex hortensis* der Fall, und es genügt hier, die rothe Epidermis von den Blättern zu entfernen, um die grüne Färbung der Mesophyllzellen sofort zu erkennen. Auch die rothblätterigen Varietäten von *Corylus* sowie *Fagus* lassen das Vorhandensein des Chlorophylls nur in Folge der Gegenwart anderer Farbstoffe nicht unmittelbar erkennen; die bunten Blätter der Pflanzen sind aber, wie Corenwieder[1]) fand, im Stande, Kohlensäure zu zerlegen, weil sie, wie Cloez[2]) besonders nachwies, Chlorophyll führen. Ueberhaupt haben alle bezüglichen Untersuchungen ergeben, dass nur chlorophyllhaltige Pflanzentheile assimiliren können, und dass die Energie, mit der die Assimilation stattfindet, in genauester Beziehung zu dem Chlorophyllgehalt der Pflanzentheile steht.

b) Das optische Verhalten des Chlorophyllfarbstoffes. Ueber das optische Verhalten des Chlorophyllfarbstoffes liegen sehr viele Untersuchungen vor. Es kann hier keineswegs unsere Aufgabe sein, die Resultate derselben nur einigermaassen eingehend zu behandeln; vielmehr kommt es allein darauf an, auf einige der wichtigsten Ergebnisse, die man bei dem Studium des grünen Farbstoffes, welcher sich in Verbindung mit einer protoplasmatischen Grundmasse in den Chlorophyllkörpern vorfindet, gewonnen hat, aufmerksam zu machen, und vor allen Dingen muss auf die bezüglichen Untersuchungen von Kraus hingewiesen werden.[3])

Derselbe stellte sich zunächst alkoholische Chlorophyllfarbstofflösungen dar und untersuchte dieselben im frischen, unveränderten Zustande spectroskopisch. Das Absorptionsspectrum einer weingeistigen Chlorophyllfarbstofflösung zeigt sieben Bänder, von denen vier (I—IV) schmale in der ersten, drei breite (V—VII) in der zweiten Spectralhälfte liegen. Die vier ersten Bänder liegen im Roth, Orange, Gelb und Lichtgrün; das erste, zwischen B und C gelegene, ist allein scharf begrenzt und vor allen Dingen für den Chlorophyllfarbstoff charakteristisch. Es ist wichtig, dass das Spectrum einer alkoholischen Chlorophyllfarbstofflösung in allen wesentlichen Punkten mit demjenigen grüner Blätter übereinstimmt.

Das Chlorophyllfarbstoffspectrum ist nach Kraus als ein Combinationsspectrum anzusehen. Es entsteht durch Uebereinanderlagerung der Spectra von mindestens zwei Farbstoffen, eines gelben und eines blaugrünen Körpers nämlich, von denen der erstere nur Absorption im Blau und Violett, der letztere in diesem und insbesondere im Roth und Grün besitzt. Die beiden im Chlorophyll mit einander gemischten Farbstoffe kann man am zweckmässigsten von einander trennen, wenn man die alkoholische Flüssigkeit mit Benzol schüttelt. Der blaugrüne Farbstoff, das Kyanophyll, löst sich in dem Benzol auf, der gelbe, das Xanthophyll, da-

---

[1]) Vergl. Corenwieder, Compt. rend. 1863. T. 57, pag. 266.

[2]) Vergl. Cloez, Ebendaselbst. pag. 834.

[3]) Vergl. Kraus, Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart.

gegen wird vom Alkohol zurückgehalten.[1]) Das Kyanophyll verursacht die Absorptionsbänder des Chlorophylls im Roth, Orange, Gelb und Grün (I—IV) und besitzt ausserdem drei Bänder im Blau und Violett, von denen besonders das zweite den hervorragendsten Antheil an der Bildung des Bandes VI im Chlorophyllfarbstoffspectrum hat. Das Xanthophyll besitzt drei Bänder im Blau und Violett, von denen das erste bei F gelegene das Band V des Chlorophylls hervorruft.

Wenn sich Keimpflanzen von Mono- sowie Dicotyledonen im Finstern entwickeln, so bildet sich bekanntlich die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörner ganz normal aus. Die Körner nehmen aber keine grüne, sondern eine gelbe Farbe an, und das entstandene Chromogen soll nach Kraus völlig identisch mit dem Xanthophyll sein.

Es ist angegeben worden, dass das Xanthophyll nach Kraus ein Absorptionsspectrum besitzt, dem die Bänder in der weniger brechbaren Hälfte völlig fehlen sollen. Pringsheim,[2]) der sich neuerdings mit eingehenden Studien über das Chlorophyll befasste, hebt dagegen hervor, dass eine verdünnte, nach der Methode von Kraus dargestellte Xanthophylllösung allerdings jene Bänder nicht hervortreten lässt, dass dieselben sich aber leicht nachweisen lassen, wenn man concentrirtere Lösungen verwendet, oder wenn man dickere Schichten der Xanthophylllösung beobachtet. Das Xanthophyll lässt dann alle sieben Absorptionsstreifen einer normalen Chlorophylllösung erkennen. Diese Thatsache veranlasste Pringsheim aber noch nicht, eine definitive Anschauung über die optischen Eigenschaften des Xanthophylls auszusprechen, denn es wäre möglich, dass die erwähnten optischen Erscheinungen der gelben Lösungen, namentlich das Hervortreten des Bandes I zwischen B und C, z. Th. in Folge einer Verunreinigung derselben mit geringen Quantitäten des blaugrünen Farbstoffes verursacht werden. Und in der That scheinen nach neuen Untersuchungen von Sachsse[3]) in den Chlorophyllkörpern neben grünen gewisse gelbe Farbstoffe vorzukommen, die das minder brechbare Licht gar nicht absorbiren, wenn sie in möglichst reinem Zustande dargestellt worden sind. hingegen im brechbaren Theil des Spectrum eine continuirliche Endabsorption, keine Bandabsorption, bedingen.

Die Kyanophylllösung zeigt nach Pringsheim dasselbe Absorptionsspectrum wie eine normale alkoholische Chlorophyllpigmentlösung, nur mit dem Unterschiede, dass die Bänder durch den Einfluss des Lösungsmittels etwas verschoben erscheinen.

---

[1]) Konrad (Flora, 1872, pag. 396) ist der Ansicht, dass die Zerlegung des Chlorophylls in Kyanophyll und Xanthophyll, wie sie von Kraus durchgeführt worden, durch keinen rein dialytischen Prozess, sondern durch chemische Zersetzung des normalen Chlorophyllfarbstoffs bedingt werde. Treub (Flora, 1874, pag. 55) hat aber die Unhaltbarkeit dieser Auffassung schlagend dargethan.

[2]) Vergl. Pringsheim, Monatsber. d. berlin. Akad. 1874 u. 1875.

[3]) Vergl. Sachsse, Phytochemische Untersuchungen. Leipzig 1880. pag. 37.

Man wird demnach unzweifelhaft, wie es auch Pringsheim und Sachsse thun, daran festhalten müssen, dass in der protoplasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörper zwei Farbstoffe oder Farbstoffgruppen neben einander existiren. Bezeichnet man das gesammte Farbstoffgemisch als Chlorophyllfarbstoff, so wird man die grünen Substanzen als Kyanophyll-, die gelben aber als Xanthophyllkörper unterscheiden dürfen. Das Spectrum des normalen Chlorophyllfarbstoffes ist aber nicht als ein Combinationsspectrum im Sinne von Kraus aufzufassen, sondern es werden die sieben Absorptionsstreifen desselben durch das Kyanophyll bedingt, und das Xanthophyll verdunkelt, in Folge seiner continuirlichen Endabsorption, nur den Raum zwischen den Bändern des Kyanophylls auf der brechbareren Seite des Spectrum.

Der gelbe Farbstoff im Dunkeln erwachsener Pflanzentheile, der von Pringsheim zutreffend als Etiolin bezeichnet worden, ist nicht, wie Kraus annahm, mit dem Xanthophyll identisch, sondern muss als ein besonderer Körper, der dem Kyanophyll nahe steht, angesehen werden. Das Absorptionsspectrum des Etiolins ist nicht sehr wesentlich verschieden von demjenigen des Chlorophyllfarbstoffes. Der Absorptionsstreifen I zwischen B und C tritt im Absorptionsspectrum des Etiolins nur hervor, wenn man mit dickeren Schichten der Etiolinlösung arbeitet, und ein fernerer Unterschied zwischen dem Etiolin und dem Chlorophyllfarbstoff besteht darin, dass das Band II des Chlorophyllspectrum im Etiolinspectrum eine Spaltung in zwei Bänder (Band IIa und Band IIb nach Pringsheim) erleidet.[1]

Sehr beachtenswerth ist noch die Thatsache, dass der Chlorophyllfarbstoff lebhafte Fluorescenzerscheinungen zeigt, und im auffallenden Licht besitzt daher eine alkoholische Lösung des Blattgrüns eine blutrothe Farbe.[2]

Wenn man ein reines Spectrum auf die Oberfläche einer Chlorophyllfarbstofflösung fallen lässt, so zeigt sich, dass die Ausdehnung des Fluorescenzlichtes der Ausdehnung des Absorptionsspectrum des Chlorophyllpigments fast genau entspricht. Ueberdies ergiebt sich, dass die Fluorescenz an der Oberfläche der Chlorophyllfarbstofflösung nicht an allen Stellen des Spectrum mit gleicher Intensität auftritt. Vielmehr entspricht der Lage der Bänder im Absorptionsspectrum des Chlorophyllpigments fast genau die Lage derjenigen Stellen, an denen die Fluorescenz am lebhaftesten zur Geltung kommt.

Die Untersuchung des von einer Chlorophyllfarbstofflösung erzeugten Fluorescenzlichtes hat ergeben, dass dasselbe von fast homogener Beschaffenheit ist. Das Spectrum des Fluorescenzlichtes beschränkt sich nämlich auf einen kleinen Streifen im Roth.

Bemerkt sei noch, dass nach N. J. C. Müller[3] auch das in lebenden

[1]) Mit dem Etiolin sehr nahe verwandt sind die gelben Blüthenfarbstoffe, die Anthoxanthinkörper.

[2]) Ueber die Fluorescenzerscheinungen des Chlorophylls vergl. man Hagenbach in Poggd. Annal., Bd. 141, pag. 245 und Lommel, Ebendaselbst, Bd. 143, pag. 568.

[3]) Vergl. N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen. 1871. Heft 1. pag. 12.

Blättern vorhandene Chlorophyll Fluorescenzerscheinungen zeigen soll, und dass Etiolinlösungen dieselbe monochromatische Fluorescenz wie Chlorophyllfarbstofflösungen erkennen lassen.

c) Die chemische Natur des Chlorophyllfarbstoffes. Das Studium der chemischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes ist aus verschiedenen Gründen mit sehr bedeutenden Schwierigkeiten verbunden, denn einerseits ist es nicht leicht, hinreichende Quantitäten des Körpers aus Pflanzentheilen zu isoliren, und weiter ist die Reindarstellung des Untersuchungsmaterials sehr umständlich und zeitraubend. Dazu kommt, dass der Chlorophyllfarbstoff ein Farbstoffgemenge repräsentirt, also die Nothwendigkeit vorliegt, die einzelnen Bestandtheile des Farbstoffes von einander zu trennen. Viel Gewicht ist bei der Behandlung der hier in Rede stehenden Verhältnisse von jeher auf die Frage gelegt worden, ob im Chlorophyll ein eisenhaltiger organischer Körper vorhanden sei. Diese Frage scheint mir noch keineswegs sicher entschieden zu sein, obgleich unzweifelhaft feststeht, wie später gezeigt werden soll, dass die Gegenwart des Eisens als nothwendige Bedingung für die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes angesehen werden muss.

Ueber die procentische Zusammensetzung der Chlorophyllfarbstoffe liegen viele Angaben vor, die aber zum grössten Theil wenig Vertrauen beanspruchen können. Sehr beachtenswerth dürften übrigens die Resultate der neuesten Untersuchungen Sachsse's[1],) Hoppe-Seylers[2]) und zumal Gautier's[3]) sein. Diesem letzteren ist es gelungen, unter Beihülfe von Thierkohle aus Chlorophyllfarbstofflösungen einen Körper in deutlichen Krystallen abzuscheiden, der ohne Zweifel fast absolut reines Kyanophyllpigment darstellt und der 73,97 % C, 9,80 % H, 4,15 % N, 1,75 % Asche, sowie 10,33 % O enthält.

d) Die Entstehung der Chlorophyllfarbstoffe. Werden die Samen von Mono- sowie Dicotyledonen ausgesäet, und entwickeln sich die jungen Pflanzen im Finstern, so nehmen sie eine mehr oder minder gelbe Farbe an. In diesen etiolirten Pflanzen, ebenso in denjenigen, welche im Finstern aus Knollen oder Zwiebeln hervorgehen, ist kein normaler Chlorophyllfarbstoff, sondern nur Etiolin mit der protoplasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörner verbunden. Werden die gelben Pflanzen dem Lichte ausgesetzt, so ergrünen sie alsbald, und ich habe z. B. beobachtet, dass selbst ein Exemplar von *Hyacinthus*, das aus einer Zwiebel erwachsen war, sich zwei Monate lang im Finstern entwickelt hatte und viele Blätter, sowie prachtvoll roth gefärbte Blüthen besass,[4]) als dasselbe ans Licht ge-

[1]) Vergl. Sachsse, Phytochemische Untersuchungen. Leipzig 1880.

[2]) Vergl. Hoppe-Seyler, Zeitschrift f. physiolog. Chemie. Bd. 3.

[3]) Vergl. Gautier, Comptes rendus. T. 89. pag. 861.

[4]) Die Blüthenfarbstoffe bilden sich überhaupt im Finstern im Allgemeinen ganz normal aus.

bracht wurde, noch ergrünte.[1]) Sehr merkwürdig ist, dass die Cotyledonen der Coniferen, sowie die Laubblätter der Farne bei hinreichend hoher Temperatur selbst in tiefster Finsterniss ergrünen.

Wenn, wie angeführt worden, das Ergrünen der meisten Chlorophyllkörper allerdings an die Gegenwart des Lichtes gebunden ist, so muss doch betont werden, dass die normale Chlorophyllbildung bei zu geringer Lichtintensität, natürlich alle sonstigen Bedingungen vorausgesetzt, nicht erfolgt.[2]) Bei sehr schwachem Licht kommt das Ergrünen nicht zu Stande, aber es genügt schon einigermaassen intensives Licht (selbst Gaslicht), um den in Rede stehenden Prozess deutlich in die Erscheinung treten zu lassen.

Indem man speciellere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf den Vorgang des Ergrünens der Chlorophyllkörper anstellte, suchte man auch die Frage zu beantworten, welche Strahlen des Sonnenlichtes sich in erster Linie bei dem Zustandekommen jenes Prozesses betheiligen. Man hat etiolirte Keimpflanzen in die einzelnen, durch Schirme von einander gesonderten Regionen des objectiven Sonnenspectrums gebracht und gefunden, dass vor Allem die gelben und die benachbarten Lichtstrahlen das Ergrünen schnell herbeiführen. Sachs[3]) liess auf etiolirte Keimlinge Licht einwirken, welches entweder eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali oder eine Lösung von Kupferoxydammoniak passirt hatte. Die Apparate standen an einem hellen, aber nicht von direkten Sonnenstrahlen getroffenen Orte, und während die erstere Lösung nur rothe, orangefarbene, gelbe, einige grüne Strahlen und keine sogen. chemischen Strahlen, die zersetzend auf Chlorsilber einwirken, durchlässt, können von der zweiten Lösung gerade die brechbareren Strahlen des Sonnenlichtes (incl. der chemischen Strahlen) nicht absorbirt werden. Es ergaben die Versuche von Sachs, dass die Bildung des normalen Chlorophyllfarbstoffes hinter der gelben Flüssigkeit ebenso schnell oder etwas schneller als hinter der blauen Lösung erfolgte. Die neueren Untersuchungen von Wiesner[4]) zeigen ebenfalls, wie die bereits erwähnten Beobachtungen, dass diejenigen Strahlen, welche die bedeutendste subjective Intensität besitzen, das Ergrünen am schnellsten herbeiführen. Diffuses gelbes Licht bewirkt die Entstehung der grünen Chlorophyllfarbstoffe schneller als diffuses Licht, welches vorwiegend aus rothen oder blauen Strahlen besteht.

Interessant ist aber, wie Wiesner fand, die Thatsache, dass, wenn man die Versuche über den Einfluss verschieden brechbarer Lichtstrahlen auf die Chlorophyllbildung nicht mit diffusem, sondern mit direktem Sonnenlicht durchführt, wesentlich andere Ergebnisse erhalten werden. Es zeigt

---

[1]) Uebrigens habe ich auch beobachtet, dass einige Pflanzentheile (Blätter von Erbsenkeimlingen), wenn sie sehr lange im Finstern verweilt hatten, im Licht gar nicht mehr ergrünen.

[2]) Vergl. Wiesner, Die Entstehung d. Chlorophylls. Wien 1877. pag. 61.

[3]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitung. 1864.

[4]) Vergl. Wiesner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1874. Aprilheft.

sich dann, dass die etiolirten Keimlinge im Weiss am langsamsten, schneller in einem vorwiegend aus gelben Strahlen bestehenden und noch schneller im rothen und blauen Lichte ergrünen. Dies merkwürdige Phänomen lässt sich nur in der folgenden Weise erklären. Es geht schon aus anderweitigen Untersuchungen hervor (vergl. Wiesner, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien, 1874, pag. 372 und 380), dass das Chlorophyllpigment in den Pflanzenzellen unter dem Einfluss intensiven Lichtes ziemlich schnell zerstört wird. Die hier speciell angeführten Resultate der Arbeiten Wiesner's und ebenso anderweitige, auf die wir noch zurückkommen, lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass gelbe Lichtstrahlen die Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes schneller herbeiführen, als rothe oder blaue, und das von Wiesner gewonnene Resultat, wonach etiolirte Keimlinge in direktem Sonnenlicht unter dem Einfluss der brechbareren sowie rothen Lichtstrahlen schneller ergrünen als unter dem Einfluss des gelben Lichtes, wird nur erklärlich, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, dass diese letzteren Strahlen unter den bezeichneten Umständen eine Chlorophyllquantität zersetzen, die so beträchtlich ist, dass sich weitaus nicht die Gesammtmenge des producirten Farbstoffes in den Pflanzenzellen anhäufen kann, während die blauen und rothen Strahlen keine so energisch zersetzende Wirkung zur Geltung bringen können. Man denke sich, dass im gelben Licht eine Chlorophyllfarbstoffmenge = 104, im blauen aber eine Quantität = 86 erzeugt werde. Im gelben Licht werde eine Chlorophyllpigmentmenge = 50, im blauen eine solche = 20 zersetzt. Die factisch zur Anhäufung gelangenden Chlorophyllmengen werden demnach = 54, resp. = 66 sein müssen. Erfolgt das Ergrünen der Keimlinge nicht im direkten Sonnenlicht, sondern im diffusen Tageslicht, so ist die Chlorophyllbildung im gelben Licht, wie unter dem Einflusse direkten Sonnenlichtes, weit energischer als im rothen und blauen Licht. Jetzt muss sich aber thatsächlich in den Keimlingen, die den Strahlen von bedeutendster subjectiver Intensität ausgesetzt sind, die erheblichste Farbstoffmenge anhäufen, weil die Chlorophyllzersetzung überhaupt nur sehr schwach ist und keinen wesentlichen Einfluss auf die zur Anhäufung gelangenden Chlorophyllquantitäten ausüben kann.

Bezüglich mancher Einzelheiten, die Wiesner bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Chlorophyllbildung erhielt, muss ich auf die citirte Abhandlung des genannten Forschers hinweisen. Dagegen ist hier noch speciell zu betonen, dass das Licht durchaus nicht als alleiniges Moment, welches einen Einfluss auf den Ergrünungsprozess ausübt, angesehen werden darf. Werden etiolirte Keimlinge bei niederer Temperatur dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt, so ergrünen sie nämlich nicht, und daraus erhellt, wie schon Sachs hervorgehoben, dass die Temperaturverhältnisse von wesentlicher Bedeutung für den Vorgang der Chlorophyllbildung erscheinen. Wiesner fand z. B., dass etiolirte Gerstenkeimlinge im Licht bei Temperaturen unter 4—5° C. nicht ergrünen. Am schnellsten erfolgt das Ergrünen bei 35° C., während höhere Temperaturen den Verlauf

des Ergrünungsprozesses wieder verlangsamen. Kressekeimlinge ergrünen bei einer Temperatur von 8° C. noch nicht. Steigende Temperatur, bis etwa 30° C. beschleunigt den in Rede stehenden Vorgang, während noch beträchtlichere Wärmegrade wieder verlangsamend auf denselben einwirken.[1])

Wenn man die Beobachtung macht, dass die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörner in den Zellen der Pflanzen, die sich im Finstern entwickelt haben, mit Etiolin imprägnirt ist, und wenn man ferner sieht, dass dieser Farbstoff bei hinreichend hoher Temperatur und unter geeigneten Beleuchtungsverhältnissen durch normalen Chlorophyllfarbstoff (Gemenge von Xanthophyll- sowie Kyanophyllfarbstoffen) ersetzt wird, so liegt offenbar die Vermuthung nahe, dass diese letzteren Substanzen in genetischer Beziehung zu dem Etiolin stehen. In der That will Wiesner unter Benutzung einer hier nicht specieller zu beschreibenden Methode gefunden haben, dass etiolirte Pflanzentheile reicher an gelben Farbstoffen (Etiolin) als grüne (bezogen auf gleiche Trockensubstanzmengen) sind, und daraus würde also folgen, dass das Etiolin unter dem Einfluss des Lichtes zur Chlorophyllbildung Verwendung findet, indem ein Theil desselben in Xanthophyll, ein anderer aber in Kyanophyll übergeht. Ob die von Wiesner ausgesprochene Anschauung richtig ist, dass bei Helligkeiten, welche das Ergrünen, nicht aber die Sauerstoffabscheidung aus ergrünten Pflanzentheilen ermöglichen, etiolirte Keimpflanzen im Dunkeln in Folge einer Oxydation des Etiolins mehr Kohlensäure ausscheiden, als im Licht während der Chlorophyllbildung, erscheint für mich noch fraglich.

e) Die Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes. Wenn man eine alkoholische Chlorophyllpigmentlösung mit wenig Salzsäure versetzt, so macht sich sogleich eine auffallende Veränderung derselben kenntlich. Die Flüssigkeit nimmt eine bräunlichgelbe Farbe an, und man kann durch genaue Untersuchung leicht constatiren, dass das Chlorophyllpigment tiefgreifende Veränderungen erfahren hat. Ebenso sind organische Säuren im Stande, den Chlorophyllfarbstoff zu zersetzen.

Sehr beachtenswerth ist ferner der Umstand, dass Chlorophyllfarbstofflösungen, die dem Lichteinfluss ausgesetzt werden, sich alsbald zersetzen (Verfärben) und ein braungelbes Aussehen annehmen. Im direkten Sonnenlicht erfolgt die Verfärbung sehr schnell; sie kann unter den bezeichneten Verhältnissen bereits nach einer halben Stunde beginnen. Verdünntere Chlorophyllfarbstofflösungen werden schneller als concentrirtere zersetzt. Im Dunkeln bleiben Chlorophyllfarbstofflösungen häufig wochenlang unverändert; ebenso verfärben sie sich in wenig intensivem Licht nur sehr langsam.

---

[1]) Bemerkt sei noch, dass nach Böhm (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1873, Juliheft) ein höherer Kohlensäuregehalt der Luft das Ergrünen etiolirter Keimlinge im Licht sehr verlangsamt oder gar völlig unmöglich macht. Ich habe mich auch davon überzeugt, dass der Ergrünungsprozess etiolirter Keimpflanzen im Licht nur bei Gegenwart des freien Sauerstoffs erfolgt; und z. B. in einer Atmosphäre reinen Wasserstoffs, reinen Stickstoffoxyduls oder reiner Kohlensäure nicht stattfindet.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass der Prozess der Verfärbung als ein Oxydationsvorgang aufzufassen sei. Dass diese Anschauung in der That als eine wohl begründete anzusehen ist, geht schlagend aus den Ergebnissen solcher Untersuchungen hervor, bei deren Ausführung man Chlorophyllfarbstofflösungen bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt hat. Eine Verfärbung ist unter solchen Umständen nicht zu constatiren, während dieselbe aber alsbald zu Stande kommt, wenn dem Sauerstoff freier Zutritt zu den Chlorophyllpigmentlösungen gewährt wird. Im Zusammenhange mit dem hier berührten Verhältnisse steht auch die Thatsache, dass die Lösung des Chlorophyllfarbstoffs in Terpentinöl sich viel schneller als die alkoholische Chlorophyllfarbstofflösung verfärbt, und dass sich diese letztere wieder viel schneller verändert als die ätherische (natürlich immer Lichtzutritt vorausgesetzt). Das Terpentinöl ist nämlich im Stande, sehr erhebliche Sauerstoffmengen zu absorbiren, während Alkohol und namentlich Aether viel weniger Sauerstoff binden können.

Mit Bezug auf die Frage nach denjenigen Strahlen des Sonnenlichtes, welche die Zersetzung des Chlorophyllfarbstoffes in einer Lösung am schnellsten herbeiführen, ist zu bemerken, dass weder die sogen. chemischen Strahlen noch diejenigen, welche vom Chlorophyllfarbstoff am energischsten absorbirt werden, hierbei am lebhaftesten wirken. Vielmehr vermögen die gelben sowie die Strahlen von ähnlicher Brechbarkeit wie diese die Verfärbungserscheinung am schnellsten zu bewerkstelligen.[1])

Sehr beachtenswerth ist der Umstand, dass der in lebenden Pflanzenzellen vorhandene Chlorophyllfarbstoff ebenfalls vielfältigen Veränderungen anheimfallen kann, und dass dieselben häufig mit anderweitigen Veränderungen, welche die protoplasmatische Grundmasse der Chlorophyllkörper erfährt, Hand in Hand gehen. Wenn man grüne Pflanzentheile ins Dunkele bringt, so verschwindet zunächst das Amylum aus den Chlorophyllkörpern; die plasmatische Grundmasse derselben verliert ihre homogene Beschaffenheit und wird feinkörnig, bis schliesslich die Veränderung, die der Farbstoff erleidet, immer deutlicher hervortritt.[2]) Der Chlorophyllfarbstoff erleidet aber auch in den Zellen unter dem Einflusse intensiveren Lichtes eigenthümliche Modificationen. Hierher gehört die Beobachtung Batalin's,[3]) dass die Färbung stärker beleuchteter Blätter der Coniferen eine gelbliche wird, während Bedecken der Blätter mit halb durchsichtigem weissem Papier die grüne Farbe wieder hervorruft. Ebenso ist es bekannt, dass etiolirte Keimpflanzen im direkten Sonnenlicht langsamer ergrünen als im diffusen Licht, und Askenasy[4]) fand, dass gewisse Moose an sonnigen Standorten

[1]) Man vergl. über das hier Gesagte Sachs (Handbuch. pag. 13) und Wiesner (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, B. 69. Aprilheft).

[2]) Vergl. Sachs, Handbuch. pag. 335.

[3]) Vergl. Batalin, Botanische Zeitung. 1874. pag. 433.

[4]) Vergl. Askenasy, Ebendaselbst. 1875. pag. 460.

eine gelbliche Farbe besitzen, im Schatten vegetirend aber grün erscheinen.[1])

Alle diese Thatsachen zwingen zu der Annahme, dass in den Chlorophyllkörpern zwei Prozesse nebeneinander verlaufen. Es wird einerseits unter dem Einfluss des Lichtes stets Chlorophyllfarbstoff gebildet, andererseits erfolgt aber auch stets eine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffs, und dieser letztere Prozess kann unter Umständen (bei intensiver Insolation) mit besonderer Lebhaftigkeit zur Geltung kommen, so dass der Erfolg jenes ersten Vorganges mehr oder weniger in den Hintergrund tritt.

Wenn Früchte reifen, so nehmen sie häufig eine mehr oder weniger gelbe Farbe an, während sie im unreifen Zustande grün gefärbt waren. Auch dieser Prozess der Bildung eines gelben Farbstoffes in den Chlorophyllkörnern ist mit einer Veränderung des normalen Chlorophyllpigments verbunden.

Merkwürdig sind die Farbenveränderungen, welche an über Winter ausdauernden Blättern zu constatiren sind, und die von Mohl, Kraus, sowie G. Haberlandt[2]) und anderen Forschern genauer studirt wurden.

1. Die Gelbfärbung. Dieselbe lässt sich namentlich an den Blättern der Coniferen beobachten. Sie besteht darin, dass die Chlorophyllkörner eine gelbliche Färbung annehmen, sehr wenig scharf contourirt erscheinen und häufig völlig mit dem Plasma verschmelzen. Die Gelbfärbung macht sich häufig vor eintretendem Frost geltend; sie wird durch Lichtwirkung hervorgerufen und beruht darauf, dass der Chlorophyllfarbstoff in Folge der Lichtwirkung zerstört wird, aber wegen der herrschenden verhältnissmässig niederen Temperatur gar nicht oder nicht in genügenden Mengen neu ensteht. Werden die gelben Coniferenblätter ins warme Zimmer gebracht und dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt, so ergrünen sie.

2. Die Braunfärbung. Dieselbe ist namentlich schön an den Blättern von *Thuja* zu beobachten. Das Plasma der Pallisadenzellen sowie die Chlorophyllkörner nehmen eine rothbraune Farbe an, und die letzteren verschmelzen schlieslich völlig mit dem Plasma. Das Eintreten der Braunfärbung ist streng an den Eintritt des Frostes gebunden. Das Plasma wird unter der Einwirkung der Kälte, ohne übrigens seine Lebensfähigkeit einzubüssen, permeabel für gewisse Körper (wahrscheinlich organische Säuren), und diese wirken chemisch auf einen Theil des Chlorophyllfarbstoffes ein, während ein anderer Theil desselben, mit dem gebildeten braunen Farbstoffe gemischt, als solcher erhalten bleibt. Trotzdem die Braunfärbung durch die Frostwirkung erst in die Erscheinung tritt, ist das Licht doch für das Zustandekommen derselben nicht ohne Bedeutung. Nur die be-

---

[1]) Mit diesen Erscheinungen nicht zu verwechseln ist das Phänomen des Hellerwerdens grüner Blätter bei intensiver Beleuchtung, welches in Folge der Lage und Gestaltveränderung der Chlorophyllkörner in den Zellen zu Stande kommt. Vergl. Specielleres bei Stahl, Botan. Zeitung. 1880. No. 22.

[2]) Vergl. G. Haberlandt, Sitzungsber. d. Akadm. d. Wiss. in Wien. 1876. Aprilheft. Man vergl. daselbt auch die ältere Literatur.

leuchtete Seite der *Thuja*-Zweige wird unter dem Einfluss der Kälte nämlich gebräunt, und wenn man die Zweige, wie Haberlandt dies that, um 180° dreht, so dass nun die grüne Schattenseite nach aussen gewendet erscheint, so ist selbst nach wochenlanger Frostwirkung keinerlei Aenderung der grünen Farbe bemerkbar. Das Licht schafft im Sommer und Herbst die Vorbedingung der winterlichen Braunfärbung und somit auch des einseitigen Auftretens derselben. Die Kälte ruft aber die Braunfärbung erst thatsächlich hervor.

Werden die gebräunten *Thuja*-Zweige hinreichend hoher Temperatur (15—18° C.) ausgesetzt, so ergrünen ihre Blätter wieder. Dieser Prozess findet auch im Dunkeln statt und beruht auf einem Verschwinden des unter Vermittelung der Frostwirkung gebildeten braunen Stoffes.

3. Die Rothfärbung. Manche über Winter ausdauernde Blätter zeigen die interessante Erscheinung, dass sie sich auf ihrer Oberseite (selten auf der Ober- sowie Unterseite) schön roth färben. Diese Färbung kann allein in den Epidermiszellen oder in diesen und gleichzeitig in den Mesophyllzellen zur Geltung kommen. Das Phänomen, welches auf die Bildung eines rothen, im Zellsaft gelösten Stoffes (des Anthokyan) zurückgeführt werden muss, ist an den Blättern von *Sedum, Sempervivum, Mahonia, Waccinium* etc. beobachtet worden. Die Chlorophyllkörner bleiben schön grün und völlig intact; sie werden nur im Innern der Zellen zusammengedrängt. Die ganze Erscheinung wird offenbar im Herbst durch die sinkende Temperatur herbeigeführt und das Licht ist bei dem Zustandekommen derselben nur in den Fällen betheiligt, in welchen allein die Oberseite der Blätter die Rothfärbung erkennen lässt. Wenn man anthokyanhaltige Blätter im Dunkeln hinreichend hoher Temperatur aussetzt, so verschwindet der rothe Farbstoff, und die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Stellung wieder ein.[1]

Mit den hier erwähnten Erscheinungen nicht zu verwechseln sind diejenigen, welche sich in den Zellen der im Herbst abfallenden Blätter geltend machen. Die herbstliche Färbung der Blätter ist entweder eine gelbe, eine braune oder eine rothe, und in sehr vielen Fällen lassen sich an einem und demselben Blatte diese verschiedenen Farbentöne nebeneinander erkennen. Bei der herbstlichen Gelbfärbung der Blätter nehmen die Chlorophyllkörner selbst einen gelben Farbenton an, und es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Erscheinung (und ebenso das Gelbwerden der Blätter, welches in Folge von Licht-, Wasser- oder Nahrungsmangel hervortritt) zu Stande kommt, indem die diosmotischen Eigenschaften des Plasma unter dem Einfluss ungünstiger Umstände Modificationen erfahren, so dass die in den Zellen vorhandenen Pflanzensäuren auf den Chlorophyllfarbstoff einwirken können und diesen zersetzen.[2] Die Braunfärbung der Blätter im Herbst

[1] Häufig scheinen in ein und demselben Blatte die verschiedenen hier erwähnten Färbungen neben einander zu Stande zu kommen.

[2] Bemerkt sei noch, dass der gelbe Farbstoff in herbstlich gefärbten Blättern, mit

beruht, wie es scheint, auf einer durch die Kälte herbeigeführten mehr oder weniger weitgehenden Entmischung des Zellinhaltes, ein Prozess, der häufig mit der Bildung braun gefärbter humoser Stoffe verbunden sein mag. Die Rothfärbung ist auf die Enstehung gerbstoffartiger Körper, die sich im Zellsaft auflösen, zurückzuführen.

§ 4. Die Kohlensäure und der Assimilationsprozess. — Es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass den assimilationsfähigen Pflanzenzellen, wenn wirklich eine Bildung stickstofffreier organischer Verbindungen unter Vermittelung des Chlorophylls und unter dem Einflusse des Lichtes erfolgen soll, Kohlensäure sowie Wasser zur Disposition stehen müssen. Das Zustandekommen der Lebensthätigkeit in irgend einer Zelle überhaupt, setzt das Vorhandensein grösserer Wassermengen nothwendig voraus, so dass es also als überflüssig erscheint, hier weitere Rüksicht auf das Wasser zu nehmen. Dagegen fragt es sich, woher die Kohlensäure, welche den Kohlenstoff der in Folge der Assimilation gebildeten organischen Körper liefert, stammt.

Vor allen Dingen ist hier auf den Kohlensäuregehalt der Atmosphäre hinzuweisen. Wenn derselbe auch thatsächlich nur ein relativ geringer ist (10000 Volumentheile Luft enthalten etwa 3 Volumentheile Kohlensäure), so lassen dennoch schon die Ergebnisse, zu denen man mit Hülfe der Wassercultur gelangt ist, erkennen, dass die Kohlensäure der Atmosphäre thatsächlich von den Pflanzen verarbeitet werden kann, und dass ferner die Kohlensäure der Luft völlig ausreicht, um die Vegetation mit hinreichenden Quantitäten des nothwendigen kohlenstoffhaltigen Nahrungsmittels zu versorgen. Was den ersten Punkt anbelangt, so hat man zum Ueberfluss zu dessen Sicherstellung noch besondere Untersuchungen ausgeführt, und Boussingault verfuhr dabei z. B. derartig, dass er grüne Sprosse in einen Glasballon brachte, um nunmehr Luft, deren Kohlensäuregehalt genau bekannt war, durch denselben zu leiten. Es zeigte sich, dass die aus dem Glasballon austretende Luft weit kohlensäureärmer als die eintretende war.

Weiter drängt sich die Frage auf, ob in den Blättern etc., nicht auch Kohlensäure, die aus dem Boden stammt, verarbeitet werden kann. Dass diese Frage eine berechtigte ist, liegt auf der Hand, denn im Boden werden ja in Folge der Zersetzung humoser Körper nicht unerhebliche Kohlensäurequantitäten gebildet; dieselben können, so darf man a priori annehmen, von der Bodenflüssigkeit aufgelöst werden und somit in den vegetabilischen Organismus, zunächst in die Wurzeln und von diesen aus in die grünen, assimilirenden Pflanzentheile, gelangen.

Die hier berührte Frage hat neuerdings durch Moll[1]) eine eingehende

---

dem Chlorophyllfarbstoff noch nahe verwandt ist. Die Verfärbung der Chlorophyllkörner im Herbst geht mit der Zerstörung der protoplasmatischen Grundmasse derselben Hand in Hand. Vergl. Sachs, Handbuch, pag. 332.

[1]) Vergl. Moll, Landwirthschl. Jahrbücher. Bde. 6. pag. 327.

experimentelle Behandlung erfahren. Derselbe cultivirte nämlich Exemplare von *Phasaeolus, Cucurbita, Tropaeolum* und *Beta* in einem humusreichen Boden, und setzte die Untersuchungsobjecte, nachdem sich dieselben kräftig entwickelt hatten, unter Benutzung geeigneter Apparate solchen Bedingungen aus, dass die Blätter sich in einer völlig kohlensäurefreien Atmosphäre befanden, während die Wurzeln in dem humosen Boden weiter wuchsen. Nach Verlauf einiger Zeit (2—3 Tagen) wurden die Blätter auf einen Gehalt an Amylum untersucht, um die Frage entscheiden zu können, ob dieselben unter den bezeichneten Umständen assimilirt hatten.[1]). Es war aber das Vorhandensein von Amylum nicht zu constatiren, und daraus ergiebt sich das merkwürdige Resultat, dass Blätter in einem kohlensäurefreien Raum keine irgendwie lebhafte Assimilation unterhalten, wenn sie auch mit der Pflanze verbunden bleiben, und die Wurzeln derselben sich in einem humosen Boden, in welchem viel Kohlensäure erzeugt wird, entwickeln.

Weitere Versuche, die hier ebenfalls angeführt werden mögen, wurden derartig ausgeführt, dass die eine Partie eines grünen Pflanzentheils sich mit kohlensäurefreier Luft in Berührung befand, während eine andere Partie desselben Pflanzentheils gleichzeitig und in organischer Verbindung mit jener ersteren in einer Atmosphäre, die 5% Kohlensäure enthielt, verweilte. Bei Beginn der Versuche waren die grünen Pflanzentheile stets stärkefrei. Die Amylumbildung erfolgte unter dem Einflusse des Lichtes nur in denjenigen Pflanzenzellen, welche sich in unmittelbarem Contact mit der kohlensäurereichen Luft befanden; sie unterblieb hingegen in denjenigen, welche von kohlensäurefreier Luft umgeben waren.

Aus diesen und anderen Beobachtungen von Moll geht hervor, dass die Kohlensäure, welche einem beliebigen Pflanzentheil (Wurzel oder Blattstück) im Ueberfluss zur Verfügung steht, in einem mit diesem in organischer Verbindung stehenden anderen Pflanzentheil, welcher sich in kohlensäurefreier Luft befindet, nicht zur sichtbaren Stärkebildung Veranlassung geben kann. Ebenso hat sich ergeben, dass die einem beliebigen Pflanzentheil (Wurzel oder Blattstück) im Ueberfluss zur Dispotion stehende Kohlensäure nicht im Stande ist, die thatsächlich in einem mit jenem ersteren in organischer Verbindung stehenden Pflanzentheil, der von gewöhnlicher Luft umgeben ist, erfolgende Amylumbildung sichtbar zu beschleunigen.

Man wird somit zu der Annahme gedrängt, dass allein diejenige Kohlensäure, welche unmittelbar von den grünen assimilirenden Pflanzentheilen aufgenommen worden ist, thatsächlich für die Assimilationsthätigkeit der-

[1]) Vor Beginn der Versuche enthielten die Blätter niemals Stärke. Es wurden nämlich entweder im Dunkeln erwachsene Blätter, die also erst während der Versuche selbst ergrünen mussten, benutzt, oder grüne Blätter, welche durch längeres Verweilen im Finstern entstärkt worden waren. Zu bemerken ist noch mit Bezug auf das im Text Gesagte, dass das Amylum, wie später eingehender gezeigt werden soll, das verbreiteste erste leicht sichtbare Assimilationsprodukt repräsentirt. Erfolgt keine Assimilation, so ensteht auch keine Stärke in den Chlorophyllkörnern.

selben Verwendung finden kann, eine Erscheinung, über deren Ursachen wir allerdings noch nicht unterrichtet sind.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungresultate lassen auch erkennen, dass ohne die Gegenwart der Kohlensäure überhaupt keine Assimilation möglich ist, und dies Resultat stimmt mit den Ergebnissen, zu denen anderweitige Beobachtungen sowie allgemeine Betrachtungen über das Leben der grünen Pflanzen führen, durchaus überein. Wenn Pflanzen in einer kohlensäurefreien Atmosphäre vegetiren, so ist die Stärkebildung ausgeschlossen[1]), und die Organismen verhalten sich in mancher Hinsicht genau so, als ob sie im Finstern verharrten; sie können nur so lange leben, als dies der vorhandene Vorrath an Reservestoffen gestattet.[2])

Interessant sind die bereits von Saussure und neuerdings auch von Boussingault untersuchten Phänomene, welche sich geltend machen, wenn grüne Pflanzen in einer abgesperrten Luftmenge, welche nicht künstlich entkohlensäuert wird, dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt werden. Unter solchen Umständen wird zur Zeit der Nacht in Folge von Stoffwechselprocessen, auf die wir im dritten Abschnitte specieller zurückkommen, viel Kohlensäure erzeugt. Am Tage wird diese Kohlensäure in Folge des Assimilationsprocesses wieder zersetzt, und der dabei frei werdende Sauerstoff dient abermals zur Kohlensäurebildung, die Kohlensäure aber aufs Neue zur Bildung organischer Körper. Das absolute Gewicht der Pflanzen kann unter den bezeichneten Umständen, da der Zutritt der Kohlensäure von aussen gehindert ist, natürlich keine Zunahme erfahren, aber nichts desto weniger bleiben die Gewächse unter günstigen Bedingungen, d. h. bei hinreichend langen Beleuchtungsperioden, selbst Monate lang am Leben. Ihr Trockensubstanzgehalt ist nach Abschluss der Versuche der nämliche wie vor Beginn derselben, denn die organische Substanz, die in Folge der Stoffwechselprocesse zersetzt worden ist, wird in Folge der Assimilation immer wieder neu gebildet.[3])

Es ist schon hervorgehoben worden, dass der procentische Kohlensäure-

---

[1]) Man kann sich denken, dass grüne Pflanzentheile, die von einer kohlensäurefreien Atmosphäre umgeben werden, unter dem Einflusse des Lichtes geringe Kohlensäuremengen, die in Folge von Stoffwechselprocessen in den Pflanzenzellen selbst entstehen und den Gewächsen nicht schnell genug entzogen werden, zur Assimilation verwenden. Dass aber die Assimilationsenergie der grünen Pflanzen in künstlich entkohlensäuerter Atmosphäre gewiss eine äusserst unbedeutende ist, geht aus dem Umstande hervor, dass weder Moll noch Godlewski (vgl. Flora, 1873, pag. 377) in solchen grünen Zellen, die dem Licht in einer künstlich entkohlensäuerten Luft ausgesetzt waren, die Entstehung nachweisbarer Stärkemengen constatiren konnten.

[2]) Von der Bedeutung der Reservestoffe für die Pflanzen wird im dritten Abschnitt die Rede sein.

[3]) Sollen die hier erwähnten Experimente gelingen, so ist es zweckmässig, die Pflanzentheile mit einem verhältnissmässig grossen Luftvolumen in Berührung zu bringen, damit der procentische Kohlensäuregehalt der Luft in der Nacht kein zu erheblicher wird. Beträchtlichere Kohlensäuremengen wirken nämlich schädlich auf die Pflanzen ein.

gehalt der atmosphärischen Luft als ein sehr geringfügiger anzusehen ist. Allerdings wissen wir, dass die Vegetation trotzdem hinreichende Kohlensäurequantitäten in der Atmosphäre vorfindet, um sich normal entwickeln zu können, und es ist für das Verständniss dieser Thatsache wichtig, daran zu erinnern, dass die grünen Pflanzenzellen sich der Kohlensäure gegenüber unter dem Einflusse des Lichtes gewissermaassen wie Anziehungscentra verhalten. Sie zerlegen die aufgenommene Kohlensäure, und damit ist die Ursache für das Zustandekommen einer Gasbewegung gegeben, als deren Erfolg eine Sauerstoffabgabe seitens der Pflanzenzellen und eine Aufnahme von Kohlensäure aus der Luft angesehen werden muss. Eine Steigerung des Kohlensäuregehalts der Atmosphäre, mit der sich die grünen Pflanzenzellen in Contact befinden, erhöht, wie Godlewski[1]) nachgewiesen hat, die Assimilationsenergie derselben. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass dieser Erfolg nur zur Geltung kommt, wenn der Kohlensäuregehalt der Luft eine bestimmte Grenze nicht überschreitet. Die Blätter von *Glyceria spectabilis* scheiden unter dem Einflusse hellen Tageslichts in der Zeiteinheit bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 8—10°/₀ die grösste Sauerstoffmenge ab; die weitere Erhöhung des Kohlensäuregehalts der Luft deprimirt die Sauerstoffabscheidung wieder. Für *Typha latifolia* sind die günstigsten Assimilationsbedingungen bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 5—7°/₀ gegeben.

§ 5. Der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Assimilationsenergie. — a) Vorbemerkungen. Wenn es sich überhaupt darum handelt, die Abhängigkeit physiologischer Processe von äusseren Verhältnissen zu studiren, so ist es vor allem wichtig, die Untersuchungsobjecte solchen Bedingungen auszusetzen, dass nur derjenige Factor, dessen Wirksamkeit speciell geprüft werden soll, variirt, während alle übrigen Momente, die daneben noch von Einfluss auf den Verlauf der physiologischen Vorgänge im Organismus sein können, constant in derselben Weise auf die Pflanzen einwirken. Soll z. B. der Einfluss verschiedener Lichtintensitäten auf die Assimilationsenergie studirt werden, so sind die Pflanzentheile in allen Parallelversuchen derselben Temperatur auszusetzen etc. und nur die Beleuchtungsverhältnisse dürfen modificirt werden. Handelt es sich dagegen um das Studium des Einflusses, den die Temperatur auf die Assimilation ausübt, so werden die Versuche bei verschiedenen Wärmegraden, aber immer bei derselben Beleuchtung u. s. w. durchgeführt. Es liegt auf der Hand, dass die experimentelle Behandlung der Fragen nach dem Einflusse äusserer Bedingungen auf die Assimilationsenergie mit vielen Schwierigkeiten verbunden ist; indessen die Untersuchungen können allein dann brauchbare Resultate liefern, wenn man die angeführten Gesichtspunkte keinen Augenblick unberücksichtigt lässt, und wenn man fortwährend strenge Selbstkritik übt.

---

[1]) Vergl. Godlewski, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. pag. 343.

Zur genauen Feststellung der Energie, mit der die Assimilation erfolgt, stehen verschiedene Wege offen, und man wird je nach Umständen diesen oder jenen Weg betreten, um das erwünschte Ziel zu erreichen. Man kann die Menge der zersetzten Kohlensäure feststellen, oder man kann die Quantität des abgeschiedenen Sauerstoffs bestimmen. Ebenso ist die Ermittelung der in Folge der Assimilation von den Pflanzen erzeugten Menge an organischer Substanz häufig für die Feststellung der Assimilationsenergie von Bedeutung, oder es wird gar erforderlich, die Untersuchungsobjecte nach erfolgter Assimilation der Elementaranalyse zu unterziehen, um genau ermessen zu können, wie viel Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff in organische Verbindungen übergeführt worden ist.

b) Die Wirkung des Lichtes im Allgemeinen. Es ist bereits angeführt worden, dass die grünen Pflanzenzellen nur unter dem Einflusse des Lichtes assimiliren können. Die Kohlensäurezersetzung sowie die Sauerstoffabscheidung erfolgen nur unter dem Einflusse des Lichtes, und während grüne Pflanzentheile, wenn man sie unter Wasser, welches Kohlensäure enthält, gebracht hat, bei Lichtzutritt reichlich Gasblasen entweichen lassen, die wesentlich aus Sauerstoff bestehen, hört diese Gasabscheidung sofort auf, wenn man die Untersuchungsobjecte ins Dunkele bringt. Samen, die im Finstern keimen, werden fortschreitend ärmer an organischer Substanz, weil die Keimlinge nicht assimiliren können. Bei Zutritt des Lichtes entwickeln sich hingegen aus den Samen unter sonst günstigen Bedingungen kräftige Pflanzen, die fortwährend reicher an organischer Substanz werden. Instruktiv sind in dieser Hinsicht die Resultate der folgenden von Boussingault[1]) durchgeführten Versuche.

Es wurde am 26. Juni je eine Bohne in einen mit ausgeglühtem Bimsstein gefüllten Topf gesteckt. Die eine Pflanze entwickelte sich unter dem Einflusse des Lichts, die andere im Finstern. Während der Vegetation wurde den Untersuchungsobjecten reines Wasser zugeführt, und am 22. Juli wurde der Versuch beendet.

	im Licht	im Finstern
Gewicht der Samen	0,922 Grm.	0,926 Grm.
„ der Pflanzen	1,293 „	0,566 „
	Gewinn = 0,371 Grm.	Verlust = 0,360 Grm.
Kohlenstoff	„ = 0,1926 „	„ = 0,1598 „
Wasserstoff	„ = 0,0200 „	„ = 0,0232 „
Sauerstoff	„ = 0,1591 „	„ = 0,1766 „

Für die genauere Beurtheilung des vorstehend mitgetheilten Beobachtungsresultates ist es wichtig, darauf hinzuweisen, worauf ich übrigens im dritten Hauptabschnitte specieller zurückkomme, dass die Pflanzen nicht nur im Finstern, sondern ebenso unter dem Einflusse des Lichtes eine erhebliche Menge ihrer Trockensubstanz in Folge von Stoffwechselprocessen verlieren. Wenn sich Keimpflanzen einerseits im Finstern, andererseits

[1]) Vergl. Boussingault, Comptes rendus. T. 58. pag. 883.

in einer kohlensäurefreien Atmosphäre unter dem Einflusse des Lichtes ausbilden, so erfahren die letzteren Untersuchungsobjecte fast genau denselben Trockensubstanzverlust wie jene ersteren. Die Assimilation kann unter den bezeichneten Umständen nicht erfolgen, und die in Folge des Stoffwechsels herbeigeführten Verluste an organischen Substanzen können nicht ersetzt werden. Wenn hingegen die Entwickelung der Pflanzen in einer kohlensäurehaltigen Luft bei Lichtzutritt stattfindet, so werden nicht nur unter sonst günstigen Umständen die durch Stoffwechselvorgänge herbeigeführten Verluste an organischen Stoffen gedeckt, sondern die Assimilation bewirkt sogar, dass das Trokensubstanzgewicht der Pflanzen mehr und mehr zunimmt und alsbald grösser als dasjenige der ausgelegten Samen wird.[1])

c) Die Lichtintensität. Dass die Energie der Assimilation eine Abhängigkeit von der herrschenden Lichtintensität zeigt, lässt sich leicht demonstriren. Wenn man Pflanzen, die unter Wasser dem directen Sonnenlicht ausgesetzt sind und unter diesen Umständen reichliche Sauerstoffmengen abscheiden, in diffuses Licht bringt, so sinkt die Energie der Blasenabscheidung sofort. Ebenso kann man zeigen, wie ich es gethan habe, dass Pflanzen, die unter sonst gleichen Umständen verschieden intensivem Licht längere Zeit hindurch ausgesetzt sind, durchaus nicht die nämlichen Mengen an organischer Substanz in gleicher Zeit produciren. Schwieriger gestaltet sich die Frage nach den Beziehungen zwischen der Lichtintensität und der Assimilationsenergie, wenn es sich darum handelt, die genauen Relationen zwischen der Helligkeit des Lichtes einerseits sowie der Grösse der Assimilation andererseits festzustellen, und vor allen Dingen wird hier der Mangel an solchen photometrischen Methoden fühlbar, die eine Bestimmung der absoluten Grösse der Lichtintensität überhaupt und speciell der absoluten Intensität der für den Assimilationsprozess wichtigen Lichtstrahlen ermöglichen.

Man ist aber im Stande, die hier berührten Schwierigkeiten zu umgehen, und von Wolkoff[2]) hat das Verdienst, unseren Anschauungen über die Abhängigkeit der Energie, mit welcher die Assimilation erfolgt, von der Lichtintensität eine ganz bestimmte Richtung gegeben zu haben. Als Untersuchungsobjecte dienten grüne Pflanzen *(Ceratophyllum, Potamogeton, Ranunculus fluitans)*, die in kohlensäurehaltiges Wasser gebracht wurden. Die Untersuchungsobjecte gelangten auf einem Schlittenapparate in einen allseitig geschlossenen Kasten, der nur von vorn durch eine matte Glasplatte Licht empfing. Die Pflanzen, deren Assimilationsenergie an der Lebhaftig-

[1]) Es ist hier noch zu betonen, dass auch die Strahlen irdischer Lichtquellen (Magnesiumlicht, Gaslicht, elektrisches Licht, Drumondsches Kalklicht), wenn dieselben intensiv genug sind, die Zersetzung der Kohlensäure in der grünen Pflanzenzelle herbeiführen können. Vergl. Heinrich, Versuchsstationen. Bd. 13. pag. 136, und Prillieux, Compt. rend. T. 69. pag. 408.

[2]) Vergl. von Wolkoff, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 5. pag. 12.

keit, mit der die Gasblasenabscheidung erfolgte, gemessen wurde,[1]) konnten mit Hülfe des Schlittens in verschiedene Entfernungen von der Glasplatte gebracht werden. Es ist nun ferner möglich, für jede Entfernung mit Hülfe der Bunsen-Roscoe'schen Methode die Menge der chemischen Strahlen des Lichtes zu ermitteln, und da unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen für alle leuchtenden Strahlen proportionale Intensitätsänderungen erfolgen mussten, so konnten die bei den Bestimmungen der Intensität der chemischen Strahlen gewonnenen Werthe auch als Maass für die Intensität der bei dem Prozesse der Assimilation thätigen Strahlen gelten. Alle Versuche wurden nur über kurze Zeiträume ausgedehnt, in denen keine erhebliche Aenderung des relativen Gehaltes des Sonnenlichtes an einzelnen Strahlengattungen eintritt. Eine mit *Ceratophyllum demersum* durchgeführte Versuchsreihe lieferte die folgenden Resultate:

Gemessene Licht-intensität.	Zahl der Blasen pro Minute.	Quotienten.
100	25	4,0
200	50	4,0
150	36	4,1
120	30	4,0.

Die Assimilationsenergie (gemessen an der Grösse der Sauerstoffabscheidung) ist also der Intensität des Lichtes direct proportional. Zu beachten ist aber, dass dieser Satz höchst wahrscheinlich nur für die Intensität des Lichtes innerhalb bestimmter Grenzen Gültigkeit besitzt, denn es sprechen die Resultate einiger Untersuchungen dafür, dass, wenn eine bestimmte Lichtintensität überschritten wird, die Assimilationsenergie wieder sinkt.

d) Der Einfluss der Strahlen von verschiedener Brechbarkeit auf die Kohlensäurezersetzung. Nicht alle Strahlengattungen des Sonnenlichtes sind befähigt, die Kohlensäurezersetzung in der chlorophyllhaltigen Zelle in gleichem Maasse herbeizuführen, und man hat sich vielfältig mit der experimentellen Behandlung der einschlägigen Fragen beschäftigt. Vor allen Dingen ist niemals aus dem Auge zu verlieren, dass es sich in der Pflanzenphysiologie und auch im Folgenden zunächst noch immer um die Beantwortung der Frage handelt, in welcher Weise die einzelnen Strahlengattungen des Sonnenlichtes, so wie sie in demselben vorhanden sind, auf die Kohlensäurezersetzung in der Pflanzenzelle einwirken.[2]) In dieser Beziehung sind vor allen Dingen drei Thatsachen durchaus sicher gestellt.

Erstens ist nämlich zu betonen, dass den ultrarothen Strahlen keine Thätigkeit bei der Assimilation zukommt. Ferner ist gewiss, dass die Kohlensäurezersetzung resp. die Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzen-

---

[1]) Dass diese Methode, wenn es sich um die Erlangung relativer Werthe für die Assimilationsenergie unter verschiedenen Umständen handelt, brauchbar ist, hat Pfeffer (vergl. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, pag. 1) gezeigt.

[2]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I, pag. 278.

zellen, ja sogar der gesammte Prozess der Production von organischer Substanz in denselben unabhängig von der Mitwirkung der sogen. chemischen Strahlen, also der ultravioletten Strahlen, erfolgen kann.[1]) Hier sei die Bemerkung gestattet, dass es von einiger Wichtigkeit erscheint, wie es soeben geschehen, wenigstens von vornherein einen Unterschied zu machen zwischen dem Einfluss äusserer Bedingungen auf die Kohlensäurezersetzung bei der Assimilation und auf die schliessliche Bildung bestimmter Assimilationsprodukte. Denn es ist z. B. wohl denkbar, dass ein bestimmtes Moment die Sauerstoffabscheidung in gewissem Maasse begünstigt, aber nicht in demselben Grade fördernd auf die Entstehung des ersten leicht sichtbaren Assimilationsproduktes, der Stärke nämlich, einwirkt.

Als dritte feststehende Thatsache ist diese zu bezeichnen, dass die minder brechbaren, dem Auge heller erscheinenden Strahlen des Sonnenlichtes die Kohlensäurezersetzung vor allen Dingen herbeiführen, während sich die brechbareren Lichtstrahlen nur in unbedeutendem Maasse an dem Zustandekommen des in Rede stehenden Prozesses betheiligen. Wenn hier von minder brechbaren Strahlen die Rede ist, so sind darunter solche zu verstehen, welche von einer Lösung des zweifach chromsauren Kalis von bestimmter Concentration nicht absorbirt werden, sondern dieselbe ungeschwächt passiren, während als brechbarere Strahlen diejenigen anzusehen sind, welche von der Lösung des Kupferoxydammoniaks nicht zurückgehalten werden. Die Lösung des chromsauren Kalis, mit der Sachs[2]) bei seinen schon vor längerer Zeit durchgeführten Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Kohlensäurezersetzung experimentirte, liess das Roth, Orange, Gelb und etwas Grün durch; das Licht wirkte in höchst unbedeutender Weise auf photographisches Papier ein. Die Lösung des Kupferoxydammoniaks liess hingegen Violett, Blau und wenig Grün passiren, aber das Licht übte eine sehr energische Wirkung auf photographisches Papier aus. Als Maass für die Energie, mit der die Kohlensäurezersetzung erfolgte, diente die Anzahl von Gasblasen, welche in gleichen Zeiten von den in kohlensäurereichem Wasser verweilenden Wasserpflanzen, die dem Licht von verschiedener Brechbarkeit ausgesetzt waren, abgeschieden wurde, und dabei ergab sich, dass die Untersuchungsobjecte, während sie unter dem Einflusse des Lichtes, welches die Lösung von chromsaurem Kali passirt hatte, 20—23 Gasblasen in der Minute abschieden, unter dem Einflusse des gemischten blauen Lichtes höchstens 2 Blasen in der Minute lieferten.

Es ist begreiflich, dass man sich nicht allein darauf beschränkte, den Verlauf der Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzenzellen unter dem Einflusse des gemischten farbigen Lichtes zu studiren, sondern dass man weiter ging, und sich bemühte, die Bedeutung ganz bestimmter Strahlengruppen des Sonnenlichtes für den in Rede stehenden Prozess festzustellen.

[1]) Vergl. A. Mayer, Lehrbuch d. Agriculturchemie. 2. Aufl. pag. 44, sowie Versuchsstationen. 1867, pag. 396 und 1869, pag. 207.

[2]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitung. 1864.

Zu dem Zwecke brachte man die Pflanzen, mit denen man experimentirte, entweder in die verschiedenen Regionen des objectiven Spectrums und suchte mit Hülfe der Methode der Blasenzählung oder unter Anwendung gasanalytischer Methoden die Energie der Kohlensäurezersetzung festzustellen, oder man setzte die Untersuchungsobjecte dem Einflusse solchen Lichts von genau bekannter Beschaffenheit aus, welches verschiedene farbige Flüssigkeiten passirt hatte.

Es liegt von vornherein nahe, anzunehmen, dass diejenigen Strahlen, welche das bei dem Zustandekommen des Assimilationsprozesses unentbehrliche Chlorophyll am lebhaftesten absorbirt, auch die grösste Bedeutung für den Vorgang der Bildung organischer Substanz, resp. der Sauerstoffabscheidung seitens der Pflanzenzellen haben müssen. Unsere Auseinandersetzungen über das Absorptionsspectrum des Chlorophylls haben zu dem Ergebnisse geführt, dass das Blattgrün vor allen Dingen die rothen Lichtstrahlen zwischen B und C lebhaft absorbirt, und in Uebereinstimmung damit geben auch Lommel[1]), N. J. C. Müller[2]), sowie Timirjaseff[3]) an, dass die Kohlensäurezersetzung gerade unter dem Einflusse dieser Lichtstrahlen am allerlebhaftesten erfolge.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die Methode, deren sich die genannten Beobachter bei der Ausführung ihrer Untersuchungen bedienten, genau zu beleuchten. Und derartige Auseinandersetzungen erscheinen mir wenigstens hier um so entbehrlicher, als sich von vornherein mancherlei Bedenken gegen die Ausführung der Untersuchungen der genannten Beobachter geltend machen lassen. Ich sehe hier von den Ergebnissen älterer Arbeiten ab, möchte aber dagegen die Aufmerksamkeit des Lesers um so mehr auf diejenigen Untersuchungen hinlenken, welche Pfeffer[4]) über den in Rede stehenden Gegenstand ausgeführt hat.

Pfeffer benutzte zunächst zur Herstellung des Lichtes von bestimmter Brechbarkeit farbige Flüssigkeiten. Dabei zeigte sich z. B., dass die Kohlensäurezersetzung hinter einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali fast dreimal so lebhaft erfolgte, wie hinter einer Lösung von Anilinroth. Die erstere Flüssigkeit liess aber Roth, Orange, Gelb und etwas Grün ungeschwächt passiren; die letztere hingegen absorbirte alle Lichtstrahlen bis auf die rothen und orangefarbenen, welche ohne merkliche Lichtschwächung durchgingen. Daraus erhellt offenbar, dass nicht diejenigen Strahlen, welche die Lösung des Anilinroth zu passiren vermochten, also nicht die rothen Strahlen, den Assimilationsprozess am meisten begünstigten, sondern dass in dieser Hinsicht vor allen Dingen jene Strahlen von Bedeutung erscheinen, welche

---

[1]) Vergl. Lommel, Poggend. Annal. Bd. 219. pag. 26.

[2]) Vergl. N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen. 1872. Heft 1.

[3]) Vergl. Timirjaseff, Just's botanischer Jahresbericht f. 1875. pag. 779.

[4]) Vergl. Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. Hft. 1 und botan. Zeitung, 1872. No. 23. Man vergl. auch die Angaben Pfeffer's in seiner ersten Abhandlung über die ältere Literatur.

von der Lösung des doppeltchromsauren Kalis neben den rothen sowie orangefarbenen nicht absorbirt wurden. Damit in Uebereinstimmung stehen die Ergebnisse anderweitiger Versuche Pfeffer's, und wenn man die Assimilationsgrösse im gemischten weissen Licht gleich 100 setzt, so ist dieselbe nach dem genannten Forscher im

Roth und Orange	= 32,1 %
Gelb	= 46,1 „
Grün	= 15,0 „
Blau, Indigo und Violett	= 7,6 „
	100,8 %.

„Die Summirung der für die Strahlen von bestimmter Brechbarkeit gefundenen Zersetzungswerthe giebt also fast genau 100, den Zersetzungswerth des gemischten Lichtes. Hieraus folgt aber ganz evident, dass jeder Spectralfarbe eine specifische Zersetzungskraft für Kohlensäure zukommt, welche dieselbe bleibt, gleichviel ob die betreffenden Strahlen für sich oder mit anderen combinirt auf assimilationsfähige Blätter einwirken; wenigstens so lange die Beobachtungen auf kurze Zeiten ausgedehnt werden."

Die Versuche, deren Resultate von Pfeffer in der botanischen Zeitung publicirt worden sind, und die im objectiven Spectrum unter Benutzung der Methode der Gasblasenzählung durchgeführt wurden, lassen ebenso erkennen, dass nicht die rothen, sondern die gelben Lichtstrahlen am energischsten auf die Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzentheilen, mit denen der genannte Forscher experimentirte, einwirkten, und aus vielen Zahlenreihen haben sich dabei die folgenden mittleren Zersetzungswerthe für die einzelnen Regionen des Sonnenspectrums ergeben:

Roth	25,4
Orange	63,0
Gelb	100,0
Grün	37,2
Blau	22,1
Indigo	13,5
Violett	7,1.

Es sind nur die dem menschlichen Auge sichtbaren Strahlen des Sonnenlichtes im Stande, die Kohlensäurezersetzung in den Pflanzenzellen zu bewerkstelligen. Bei genauerer Betrachtung der Beobachtungsresultate Pfeffer's zeigt sich, dass diejenigen Strahlen, welche unserem Auge als die hellsten erscheinen, die gelben nämlich, in erster Linie von Bedeutung für die Sauerstoffabscheidung sind, während sowohl den minder brechbaren als auch den brechbareren Lichtstrahlen eine geringere subjective Helligkeit und zugleich eine geringere Bedeutung für den Prozess der Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzenzellen als den gelben zukommt. Diese Relation zwischen der subjectiven Helligkeit der einzelnen Lichtstrahlen einerseits und ihrem Vermögen andererseits, die Sauerstoffabscheidung mehr oder minder zu begünstigen, ist selbstverständlich nur als eine zufällige anzusehen.

Das objective Spectrum, mit welchem Pfeffer arbeitete, besass eine Länge von 230 Millim., und zwar kamen dabei auf Roth 33, auf Orange 20,

auf Gelb 25, auf Grün 36 und auf die übrigen Farben 116 Millim. Somit leuchtet ein, worauf schon Wolkoff[1]) hingewiesen hat, dass die Intensität der bei der Ausführung der Versuche Pfeffer's wirkenden Strahlen des Spectrums nicht gleich der Intensität der Strahlen im gemischten weissen Licht sein konnte. Die verschiedenen Strahlengruppen erfahren bei ihrem Durchgange durch ein Prisma nicht dieselbe Zerstreuung, während sie vor dem Spalt des Spectroskops denselben Raum einnehmen. Diese Verhältnisse sind bei der Beurtheilung derjenigen Resultate, zu denen man bei dem Studium des Einflusses der verschiedenen Strahlengattungen des objectiven Spectrums auf die Kohlensäurezersetzung gelangt ist, zu berücksichtigen, denn nur dann wird man die Frage nach der Abhängigkeit des Assimilationsprozesses von den einzelnen Strahlengruppen des Sonnenlichtes, so wie sie in demselben vorhanden sind, endgültig entscheiden können. Wolkoff hat daher die von Pfeffer für die Sauerstoffabscheidung gewonnenen Werthe corrigirt, aber es ist zu beachten, dass der Sinn jener Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes, resp. der Farbe desselben und dem Vermögen der einzelnen Strahlengruppen, die Kohlensäurezersetzung in den Pflanzenzellen mehr oder minder zu begünstigen, dennoch in der Hauptsache derselbe bleibt. Die gelben, dem menschlichen Auge als die hellsten erscheinenden Lichtstrahlen sind, soweit die erwähnten Untersuchungen erkennen lassen, in erster Linie von Bedeutung für den Prozess der Kohlensäurezersetzung in den grünen Pflanzenzellen.

Ich habe im Vorstehenden absichtlich noch nicht von den Resultaten geredet, die von Engelmann[2]) mit Bezug auf die Frage nach der Relation zwischen der Brechbarkeit des Lichts einer- und der Energie der Kohlensäurezersetzung andererereseits durchgeführt worden sind. Dieser Forscher setzte nämlich Algen unter Benutzung eines Mikrospectralapparates dem Licht von verschiedener Brechbarkeit aus und suchte die Energie der Sauerstoffabscheidung festzustellen, indem er die von der Sauerstoffabscheidung der grünen Zellen im Licht beeinflussten Bewegungsphänomene von Bacterien studirte, welche neben den Algen beobachtet wurden.[3]) Die Anhäufung und Bewegungsgeschwindigkeit der Bacterien war am lebhaftesten im Roth (zumal im Licht zwischen den Linien B und C). Unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die Menge des vorhandenen Sauerstoffs von wesentlichem Einfluss auf die Bewegung der Bakterien ist, zieht nun Engelmann aus seinen Untersuchungsresultaten den Schluss, dass die Algen die Kohlensäure am lebhaftesten unter dem Einflusse des rothen Lichtes zu zersetzen vermögen.

Dies Resultat der Untersuchungen Engelmanns steht nun keineswegs mit den Ergebnissen der Beobachtungen Pfeffers im Widerspruch, denn die Bedingungen, unter denen die beiden genannten Forscher experimentirten,

[1]) Vergl. Wolkoff, Just's botan. Jahresbericht f. 1875. pag. 783.
[2]) Vergl. Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie. Bd. 27.
[3]) Methodologisches vergl. bei Engelmann, Botan. Zeitung. 1881. No. 28.

waren keineswegs die nämlichen. Wenn das Licht auf Algen einwirkt, und ein bedeutender Theil der rothen Strahlen (zumal derjenigen zwischen den Linien B und C) zur Absorption gelangt, während das gelbe Licht der geringen Dicke der vorhandenen Chlorophyllschicht halber der Hauptsache nach durchgelassen wird, so spielen jene rothen Strahlen eine grössere Rolle bei der Zersetzung der Kohlensäure als diese gelben Lichtstrahlen. Eine andere Erscheinung macht sich geltend, wenn das Licht auf mehrschichtige Pflanzentheile (z. B. auf Blätter, mit denen Pfeffer arbeitete) einwirkt. Unter solchen Umständen werden sowohl die rothen als auch die gelben Lichtstrahlen mehr oder minder vollständig absorbirt, und dann zeigt sich deutlich, dass den letzteren unzweifelhaft eine grössere Bedeutung für das Zustandekommen der Kohlensäurezersetzung in den Pflanzentheilen zugeschrieben werden muss als den ersteren.

Die im Vorstehenden angestellten Betrachtungen lehren auch, dass ganz allgemein die Relation zwischen der Brechbarkeit resp. Wellenlänge des Lichts einer- und der Energie der Kohlensäurezersetzung andererseits nicht für alle Pflanzentheile genau die nämliche sein kann.

e) Die Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung von der Temperatur. Die Abhängigkeit der assimilatorischen Thätigkeit der grünen Zellen von den herrschenden Temperaturverhältnissen ist noch nicht eingehender studirt worden. Es liegt aber eine Untersuchung von Heinrich[1]) über diesen Gegenstand vor, und zwar experimentirte derselbe mit den Blättern von *Hottonia palustris*. Die Sauerstoffabscheidung dieser Pflanzentheile beginnt, wenn dieselben in Wasser liegend, dem Sonnenlichte ausgesetzt werden, bei 2,8° C. Die höchste Temperatur, bei der die Blätter noch Gas abscheiden, soll zwischen 50 und 56° C. liegen. Zwischen diesen beiden Temperaturen, der niedrigsten und der höchsten, bewegt sich die Sauerstoffabscheidung in der Weise, dass sie energischer wird, je mehr sich die Temperatur von den äussersten Grenzen entfernt. Ungefähr bei 31° C. ist die Sauerstoffabscheidung am lebhaftesten. Die vorstehenden Angaben haben zunächst allein Bedeutung für die Blätter von *Hottonia palustris*. Die Sauerstoffabscheidung aus den Blättern anderweitiger Pflanzen wird zwar eine ähnliche Abhängigkeit von den Temperaturverhältnissen zeigen, aber es ist keineswegs von vornherein zu behaupten, dass die Lage des Temperaturminimums, Optimums und Maximums für den Prozess der Sauerstoffabscheidung in allen Fällen dieselbe ist.

§ 6. Die ersten leicht sichtbaren Assimilationsprodukte. — Wenn man grüne Pflanzentheile in einer kohlensäurereichen Atmosphäre dem Einflusse des Sonnenlichtes aussetzt, so zeigt sich, wie bereits die älteren Untersuchungen von Boussingault mit einiger Sicherheit ergeben haben, dass das Volumen der Luft in Folge des Assimilationsprozesses keine wesentlichen Veränderungen erleidet. Neuerdings ist die Thatsächlichkeit dieses Verhältnisses insbesondere von Holle[2]) unter Benutzung der Blätter von

[1]) Vergl. Heinrich, Versuchsstationen. Bd. 13, pag. 136.
[2]) Vergl. Holle, Flora. 1877. pag. 118.

Prunus Laurocerasus constatirt worden. Derselbe gelangte bei einigen seiner Experimente z. B. zu den nachfolgend aufgeführten Ergebnissen:

	Gesammtes Luftvolumen in Cc.	Darin CO_2 Cc.
	Versuch 1.	
Vor dem Versuch	66,81	4,46
Nach „ „	66,83	0,62
	+ 0,02	
	Versuch 2.	
Vor dem Versuch	67,36	8,12
Nach „ „	67,40	—
	+ 0,04	
	Versuch 3.	
Vor dem Versuch	65,19	3,10
Nach „ „	65,00	—
	— 0,19	

Die Blätter von *Prunus Laurocerasus* haben also bei der Ausführung dieser Versuche unzweifelhaft Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff producirt. Wenn man nun bedenkt, dass der Prozess der Assimilation nicht allein mit einem Verbrauch von Kohlensäure verbunden ist, sondern dass zur Bildung organischer Substanz ebenso Wasser erforderlich ist, und wenn man weiter in Erwägung zieht, dass das Volumen der in Folge der Zersetzung einer gewissen Kohlensäuremenge entstehenden Sauerstoffquantität gleich dem Volumen der zersetzten Kohlensäure selbst ist, so wird man unter Berücksichtigung der vorstehenden Zahlen schon zu gewissen Anschauungen über den Vorgang bei der Assimilation gelangen können. Es ist wenigstens denkbar, dass, da das Volumen der kohlensäurereichen Luft in Folge der Bildung organischer Substanz in den grünen Pflanzenzellen keine irgendwie wesentlichen Veränderungen erleidet, die Gesammtmenge des abgeschiedenen Sauerstoffes der Kohlensäure entstammt, während das Wasser keinen Sauerstoff liefert.[1]) Demnach würde es nahe liegen, ein Kohlehydrat als Assimilationsprodukt anzusehen.

Auf ganz anderem Wege ist Sachs zu demselben Resultat gelangt. Mohl[2]) hatte nämlich die wichtige Entdeckung gemacht, dass in den Chlorophyllkörnern der Pflanzen sehr allgemein Stärkekörner auftreten. Sachs[3]) fand dann, dass die Chlorophyllkörner ergrünt sein müssen, wenn in den vorher stärkefreien Gebilden aus anorganischem Material Amylum gebildet werden soll, und dass diese Amylumbildung in den ergrünten Chlorophyllkörnern allein unter dem Einflusse des Lichtes erfolgt. Die autochthone Stärkebildung im Chlorophyll ist also an dieselben Bedingungen geknüpft wie der Prozess der Sauerstoffabscheidung, und deshalb gelangte Sachs zu dem eine ganz fundamentale Bedeutung besitzenden

[1]) Ob der Assimilationsprozess thatsächlich in der hier angedeuteten Weise erfolgt, soll erst später entschieden werden.

[2]) Vergl. Mohl, Botan. Zeitung. 1855. pag. 113.

[3]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitung. 1862. No. 44.

Satze, dass das in den ergrünten Chlorophyllkörpern der Pflanzen unter direkter Mitwirkung des Lichtes entstehende Amylum als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt angesehen werden müsse.

In der That hat man durch ein eingehendes Studium der Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung von äusseren Bedingungen einerseits und der Abhängigkeit der Amylumbildung in den Chlorophyllkörpern von äusseren Bedingungen andererseits, die Richtigkeit der Schlussfolgerung von Sachs nur bestätigen können. Kraus[1]) fand, dass mit steigender Lichtintensität die Geschwindigkeit der Stärkebildung steigt. In amylumfreien Chlorophyllkörpern von *Spirogyra* bildeten sich im diffusen Tageslicht in 2 Stunden, im direkten Sonnenlicht aber in 5 Minuten Amylummengen. Godlewski[2]) fand, dass die Stärkebildung im Chlorophyll bei einem Gehalte der umgebenden Luft von 8 % Kohlensäure viel schneller erfolgte als in gewöhnlicher Luft. In kohlensäurefreier Luft erfolgte die Neubildung von Stärke aus anorganischem Material in den Chlorophyllkörnern nicht.[3]) Famintzin[4]) constatirte, dass die Stärkebildung in den Zellen von *Spirogyra* unter dem Einflusse des Lampenlichtes zu Stande kommen kann. Unter dem Einflusse der minder brechbaren Strahlen, welche die Lösung des doppelt chromsauren Kali's passirt haben, erfolgt nach Beobachtungen des zuletzt erwähnten Forschern eine sehr lebhafte Amylumbildung in den Spirogyrazellen, während das gemischte blaue Licht, welches von einer Lösung des Kupferoxydammoniaks nicht absorbirt wird, die Enstehung von Stärkekörnern im Chlorophyll nach Kraus[5]) nur sehr langsam herbeiführt. Es ist ferner experimentell festgestellt, dass nur grüne Pflanzen unter dem Einflusse des Lichtes und bei Gegenwart von Kohlensäure eine Steigerung ihres Trockensubstanzgewichtes erfahren können. Ferner hat Morgen[6]) ermitteln können, dass die weniger brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes die Trockensubstanzzunahme der Pflanzen in höherem Maasse als die brechbaren Strahlen begünstigen, und unter Berücksichtigung der sammtlichen hier angeführten Thatsachen ergiebt sich, dass die Sauerstoffabscheidung aus grünen Pflanzenzellen einerseits, sowie die Neubildung organischer Substanz, speziell die Stärkeerzeugung im Chlorophyllkorn, andererseits, sich genau von denselben

---

[1]) Vergl. Kraus, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 7. pag. 511.

[2]) Vergl. Godlewski, Flora. 1873. No. 24.

[3]) Wenn Pflanzen, deren Chlorophyllkörner Stärke führen, in kohlensäurefreier Luft dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt werden, so verschwindet das Amylum nach Godlewski wie im Dunkeln aus den Chlorophyllkörnern. Unter normalen Verhältnissen verlässt ein Theil der producirten Stärke unzweifelhaft ebenfalls das Chlorophyllkorn, aber die Menge des erzeugten Amylums ist erheblicher, als die Quantität des verschwindenden, und aus diesem Grunde muss sich die Stärke in den assimilirenden Zellen anhäufen.

[4]) Vergl. Famintzin, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 6. pag. 42.

[5]) Vergl. die soeben citirte Abhandlung von Kraus.

[6]) Vergl. Morgen, Botan. Zeitg. 1877. No. 35.

äusseren Bedingungen abhängig erweisen. Dies berechtigt ferner zu dem Schluss, dass das in den Chlorophyllkörpern unter direkter Mitwirkung des Lichtes entstehende Amylum als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt angesehen werden muss.

Nur selten werden andere Körper als erste leicht sichtbare Assimilationsprodukte gebildet. Nach Sachs[1]) fehlt die Stärke den meisten Chlorophyllkörnern der grünen Theile von *Allium Cepa;* dafür kommen in den Zellen sehr bedeutende Glycosemengen vor, und Sachs betrachtet die Glycose in diesem Falle als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt.

Nach Briosi[2]) soll in den Blättern verschiedener Musaceen *(Musa, Strelitzia)* fettes Oel als direktes Assimilationsprodukt auftreten. Holle[3]) sowie Godlewski[4]) haben aber die Unrichtigkeit dieser Angaben dargethan. Wenn nämlich in Folge der Assimilation aus Kohlensäure und Wasser direkt fettes Oel gebildet würde, so müsste, da die Fette sehr sauerstoffarme Körper repräsentiren, viel mehr Sauerstoff als in der verarbeiteten Kohlensäure vorhanden ist, abgeschieden werden. Das ist aber, wie die zuletzt genannten Forscher zeigten, nicht der Fall. Vielmehr erfährt das Luftvolumen, mit dem sich assimilirende Blätter von Musaceen in Contact befinden, keine wesentliche Veränderung. Die Musaceen verhalten sich demnach anderen Pflanzen analog, und Holle hat in der That in den Blättern von *Strelitzia Reginae* Glycose nachweisen können, die er als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt betrachtet, während Godlewski nicht nur in den Blättern der genannten Pflanze, sondern ebenso in denjenigen von *Musa* die Gegenwart von Stärkekörnern constatirte. Uebrigens will ich hier noch erwähnen, dass nach Borodin[5]) in den Zellen von *Vaucheria sessilis* fettes Oel als alleiniges leicht sichtbares Assimilationsprodukt auftritt.

Es liegt auf der Hand, dass sich das Wasser bei dem Prozesse der Assimilation nicht einfach als solches mit dem Kohlenstoff der zersetzten Kohlensäure zu Stärke verbindet. Vielmehr muss vom chemischen Standpunkte aus daran festgehalten werden, dass bei der Amylumbildung aus Kohlensäure und Wasser eine ganze Reihe intermediärer Produkte entsteht. Sachsse[6]) hat die Ansicht ausgesprochen, dass der Chlorophyllfarbstoff selbst als ein bei der Stärkebildung aus Kohlensäure und Wasser auftretendes Mittelglied anzusehen sei. Der Chlorophyllfarbstoff repräsentirt nach Sachsse eine Substanz, die zu den Kohlehydraten in näherer Beziehung steht, und während das Chlorophyllpigment selbst durch Reduction aus Kohlensäure sowie Wasser unter dem Einflusse des Lichtes gebildet wird,

---

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 326.
[2]) Vergl. Briosi, Botan. Zeitg. 1873. No. 34.
[3]) Vergl. Holle, Flora. 1877. pag. 213.
[4]) Vergl. Godlewski, Flora. 1877. pag. 216.
[5]) Vergl. Borodin, Botan. Zeitg. 1878. No. 32.
[6]) Vergl. Sachsse, Die Chemie und Physiologie d. Kohlehydrate. 1877. pag. 56.

soll die Stärke erst aus dem Farbstoff hervorgehen. Neuerdings hält Sachsse die hier geltend gemachte Auffassung übrigens nicht mehr aufrecht.[1])

Pringsheim[2]) hat kürzlich die Ansicht ausgesprochen, dass bei der Assimilation zunächst ein Körper von viel geringerem Sauerstoffgehalt als die Kohlehydrate entstehe. Diese Substanz, welche der genannte Forscher als Hypochlorin bezeichnet, kann unter Beihülfe von Salzsäure aus grünen Pflanzentheilen isolirt werden. Das Hypochlorin soll in den grünen Zellen der Angiospermen nur unter dem Einflusse des Lichtes entstehen, und es wird in den Zellen erst später bemerkbar, als der grüne Chlorophyllfarbstoff. In den bei Abschluss des Lichtes ergrünenden Zellen der Coniferen tritt das Hypochlorin auch im Finstern auf; aber auch hier ist der grüne Farbstoff das Primäre.[3])

Der Chlorophyllfarbstoff und ebenso das Hypochlorin repräsentiren sehr sauerstoffarme Verbindungen. Wenn die genannten Körper wirklich die ersten leicht sichtbaren Assimilationsprodukte darstellen sollten, so müsste also zunächst bei der Assimilation eine sehr weitgehende Reduction der Kohlensäure sowie des Wassers erfolgen und später müsste dann aus dem Chlorophyllfarbstoff oder Hypochlorin die Entstehung von Kohlehydraten unter Sauerstoffaufnahme bewerkstelligt werden. Denn nur unter diesen Voraussetzungen wird die Thatsache verständlich, dass die Assimilation mit der Abscheidung einer Sauerstoffmenge verbunden ist, deren Volumen demjenigen der verarbeiteten Kohlensäure entspricht. Es lassen sich überhaupt meiner festen Ueberzeugung nach den Anschauungen Pringsheims gegenüber eine Reihe von Bedenken geltend machen, und selbst die neuesten Publicationen Pringsheim's (Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 13) sind nicht im Stande, die Ansicht zu beseitigen, nach welcher das Hypochlorin überhaupt gar kein Assimilationsprodukt, sondern ein nachträglich durch Säureeinwirkung aus dem Chlorophyllfarbstoff entstandenes Zersetzungsprodukt darstellt.[4])

---

[1]) Vergl. Sachsse, Phytochemische Untersuchungen. 1880. pag. 45.

[2]) Vergl. Pringsheim, Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1879. Juli- und Novemberheft. Vergl. ferner die Abhandlungen von Pringsheim in den Jahrbüchern f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 12 u. 13.

[3]) Pringsheim's Anschauungen über die physiologische Bedeutung des Chlorophylls sind ganz eigenthümlich. Die Anhäufung des Hypochlorins in den Pflanzenzellen ist allerdings an das Vorhandensein des Chlorophylls gebunden, aber das Chlorophyll ist dennoch bei dem Prozesse der Assimilation nicht direkt betheiligt. Vielmehr dient der grüne Farbstoff vermöge seiner starken Lichtabsorption nur dazu, die Athmungsintensität der Pflanzen, welche nach Pringsheim an sich durch die Lichtstrahlen eine wesentliche Steigerung erfährt und deshalb bei Abwesenheit des Chlorophyllpigments unter dem Einfluss des Lichtes sehr viel bedeutender als im Finstern sein würde, zu deprimiren, so dass das Hypochlorin sich in der Pflanze anhäufenund in. anderweitige organische Körper (namentlich Stärke) übergehen kann. Das Hypochlorin der im Dunkeln erwachsenen Coniferen ist kein Assimilationsprodukt, sondern gleich dem Amylum, welches z. B. häufig aus Fetten hervorgeht, ein Produkt von Stoffwechselprozessen.

[4]) Vergl. auch Frank, Sitzungsbericht d. botan. Vereins d. Provinz Brandenburg,

Ich halte an der Anschauung fest, dass das Amylum in den bei weitem meisten Fällen als erstes leicht sichtbares Assimilationsprodukt aufzufassen ist, und zwar habe ich mir, anknüpfend an die Anschauungen von Bayer[1]) und Wiesner,[2]) die folgende Vorstellung über das Wesen des Assimilationsprozesses gebildet. Als Organe der Assimilation sind die ergrünten Chlorophyllkörper anzusehen. Bei Abschluss des Lichtes wird aus Kohlehydraten Etiolin gebildet. Dieses geht gewöhnlich erst unter dem Einflusse des Lichtes in normales Chlorophyllpigment (Xanthophyll und Kyanophyll) über. Ein Theil des Chlorophyllfarbstoffs wird im Chlorophyllkörper durch Oxydationsprozesse unter allen Umständen zersetzt, so dass bei Lichtzutritt eine entsprechende Menge neu entstehen muss.[3]) Der Assimilationsprozess selbst wird ermöglicht, indem die im Chlorophyllkörper unter dem Einflusse des Lichtes zu Stande kommenden eigenthümlichen Bewegungszustände die Bildung einer Atomgruppe aus Kohlensäure sowie Wasser herbeiführen, welche die Zusammensetzung des Methylaldehyds besitzt:[4])

$$CO_2 + H_2O \quad \text{oder richtiger} \quad H_2CO_3 = CH_2O + 2O.$$

Es wird also eine Sauerstoffmenge abgeschieden, deren Volumen gleich demjenigen der zersetzten Kohlensäure ist. Die Gruppe CH_2O kann, wie Butlerow[5]) gefunden hat, leicht in zuckerartige Körper übergehen, und aus diesen entsteht schliesslich in der Regel Amylum. Vergl. noch § 71 unter c.

§ 7. Das Licht als Kraftquelle. — Der Assimilationsprozess führt, wie oft betont worden ist, zur Bildung organischer Substanzen. Diese Körper sind verbrennlich, und bei ihrer Oxydation wird Wärme frei, während die Kohlensäure sowie das Wasser, also das Material, welches zur Bildung organischer Stoffe in den grünen Pflanzenzellen verwandt wurde, als unverbrennlich erscheinen. Zieht man das Princip des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft in Betracht, so drängt sich die Frage nach dem Ursprung jener Wärme, welche in Folge der Oxydation der organischen Stoffe frei wird, sofort auf. Wir wissen heute mit aller Bestimmtheit, dass die Lichtstrahlen als Kraftquelle für den Prozess der Erzeugung organischer Körper angesehen werden müssen. Ohne den Zutritt des

---

Sitzung v. 24. Februar 1882, Hansen, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2, und Wiesner, botanisches Centralblatt, Bd. 10, pag. 260.

[1]) Vergl. Bayer, Berichte d. deutschen chem. Gesellsch. Bd. 3. pag. 63.

[2]) Vergl. Wiesner, Die Enstehung des Chlorophylls. Wien 1877.

[3]) Die Kohlensäure, welche im Chlorophyllkörper eventuell bei der Oxydation des Kyanophylls entsteht, wird vielleicht sofort wieder für den Assimilationsprozess in Anspruch genommen und die gebildete Stärke kann aufs Neue für die Regeneration von Chlorophyllfarbstoff Verwendung finden.

[4]) Die Gruppe CH_2O besitzt insofern ein grosses physiologisches Interesse, als sie nicht nur in Folge des Assimilationsprozesses, sondern ebenso, wie später gezeigt werden soll, sehr allgemein bei Stoffwechselprozessen in der Pflanze entsteht. Dass in den Pflanzenzellen aldehydartige Verbindungen sehr allgemein vorkommen, ist von Reinke (Bericht d. deutschen chemischen Gesellschaft, 14. Jahrgang. H. 15) sowie von Loew u. Bockorny (vergl. Pflüger's Archiv, Bd. 25) wahrscheinlich gemacht worden.

[5]) Vergl. Butlerow, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 70. pag. 295.

Lichtes ist ja keine Assimilation denkbar. Durch die Lichtstrahlen wird das Zustandekommen dieses Vorgangs erst ermöglicht, und es geht dabei die actuelle Energie (lebendige Kraft) des Lichtes in potentielle Energie (chemische Spannkraft) der producirten organischen Substanz einerseits und des frei werdenden Sauerstoffes andererseits über. Die in den organischen Körpern angesammelte chemische Spannkraft wird bei der Oxydation derselben in Form von Wärme frei.

Wenn wir noch einmal auf die bereits berührte Frage nach der Leistungsfähigkeit der einzelnen Strahlengattungen bei dem Assimilationsprozesse zurückkommen, so ist hier abermals mit Nachdruck zu betonen, dass die sogen. chemischen (ultravioletten) Strahlen die chemische Arbeit bei der Assimilation nicht leisten können. Ebenso wenig dürfen jene rothen Lichtstrahlen, welche vom Chlorophyllfarbstoff so energisch absorbirt werden, als diejenigen angesehen werden, welche sich in erster Linie an dem Zustandekommen des Assimilationsprozesses betheiligen. Es ist allerdings einleuchtend, dass nur solche Strahlen für die Kohlensäurezersetzung eine Bedeutung besitzen können, welche von den Chlorophyllkörpern absorbirt werden, aber es würde durchaus unrichtig sein, wollte man die Entscheidung über die hier in Rede stehenden Fragen von dem Resultate rein deductiver Betrachtungen abhängig machen. Denn obgleich diejenigen Strahlen, welche das photographische Papier energisch zu schwärzen vermögen, und ebenso gewisse rothe Lichtstrahlen sehr lebhaft vom Chlorophyllfarbstoff absorbirt werden, haben die experimentellen Forschungen ergeben, dass die chemische Arbeit in den Chlorophyllkörpern in erster Linie von den gelben Lichtstrahlen geleistet wird. Es muss bei der Beurtheilung der in Rede stehenden Verhältnisse eben Berücksichtigung finden, dass nicht allein der grüne Farbstoff für das Zustandekommen der Assimilation von Bedeutung ist, sondern dass der gesammte Chlorophyllkörper (plasmatische Grundmasse und Farbstoff desselben) die Bildung von organischer Substanz vermittelt. Jene Strahlen, welche der Farbstoff so vollkommen absorbirt, gehen unzweifelhaft in neue Kraftformen über, aber ebenso gewiss ist es, dass den gelben Strahlen des Lichtes in erster Linie die Fähigkeit zukommt, die chemische Arbeit bei der Assimilation zu leisten.[1])

In Folge des Assimilationsprozesses werden der Atmosphäre im Laufe einer gegebenen Zeit sehr bedeutende Kohlensäuremengen entzogen. Dieser Kohlensäureverlust ist so erheblich, dass die Luft, wie man berechnet hat, wenn ihr gar keine Kohlensäure wieder zuflösse, in etwa 60 Jahren völlig kohlensäurefrei sein müsste. Es ist deshalb von grosser Wichtigkeit für die Fortexistenz des gesammten organischen Lebens auf unserem Planeten,

---

[1]) Die übrigen leuchtenden Strahlen sind für die Kohlensäurezersetzung zwar nicht bedeutungslos, aber keine Strahlengattung leistet eine so grosse chemische Arbeit in den Pflanzenzellen wie die gelben Lichtstrahlen dies vermögen. Dieser Satz bleibt auch mit Rücksicht auf die Resultate der erwähnten Untersuchungen Engelmanns zu Recht bestehen.

dass der Kohlenstoff, der in den organischen Substanzen der Pflanzen vorhanden ist, sich nach dem Tode der Gewächse aufs Neue mit dem Sauerstoff zu Kohlensäure verbindet, welche ihrerseits wieder in den chlorophyllführenden Zellen unter dem Einflusse des Lichts zur Bildung organischer Körper Verwendung finden kann. Allein ein Bruchtheil des Kohlenstoffes der Pflanzenleiber fällt jenem Oxydationsprozesse nicht direkt anheim, sondern liefert das Material zur Bildung der sogen. Kohlengesteine (Torf, Braunkohlen, Steinkohlen etc.). Dieser Kohlenstoff kann Jahrtausende lang im Schosse der Erde ruhen. Aber wenn der Mensch jene Kohlengesteine als Brennmaterial verwendet, so verbindet sich der Kohlenstoff derselben mit dem Sauerstoff der Luft zu Kohlensäure, und die potentielle Energie, welche seit unendlich langen Zeiten in den Kohlengesteinen aufgehäuft war, geht aufs Neue in lebendige Kraft über.

Sehen wir von gewissen rein chemischen Prozessen, durch welche in der Natur höchst wahrscheinlich gewisse organische Verbindungen aus anorganischem Material erzeugt werden, ab, so ist allein unter Vermittelung der chlorophyllhaltigen Zellen die Möglichkeit der Ueberführung anorganischer Körper in organische gegeben. Dadurch wird nun das Leben der grünen Pflanze von der eminentesten Bedeutung für dasjenige aller chlorophyllfreien Organismen (Thiere, sowie chlorophyllfreie Gewächse). Diese sind nicht im Stande zu assimiliren. Sie können sich allein auf Kosten bereits gebildeter organischer Verbindungen ernähren. Ohne die Thätigkeit der grünen Zellen ist auf unserem Planeten unter den bestehenden Verhältnissen kein thierisches Leben denkbar, denn unter Vermittelung jener Zellen erfolgt erst die Bildung der für die Entwicklung animalischer Organismen erforderlichen Stoffe, sowie die für das thierische Leben nicht minder bedeutungsvolle Ueberführung der actuellen Energie des Sonnenlichtes in potentielle Energie.[1])

Zweites Kapitel.

Die Entstehung der Proteïnstoffe in den Pflanzen.

§ 8. Das Wesen des Prozesses der Proteïnstoffbildung. — Wie die Assimilationsprodukte (Stärke, Zucker, Fette) das Material zur Bildung der Zellhaut liefern, so finden die Proteïnstoffe in erster Linie bei der Entstehung des Protoplasma Verwendung. Im Folgenden kann es nun durchaus noch nicht unsere Aufgabe sein, genaueren Aufschluss über die merkwürdigen Eigenschaften des Protoplasma zu geben; es kommt vielmehr allein darauf an, denjenigen Prozessen, welche zur Bildung der wichtigsten

[1]) Ich will hier noch bemerken, dass sich das Pflanzenreich heute allerdings in seiner Entwicklung in vielfältiger Beziehung abhängig von der Thierwelt zeigt, aber dass die Existenz der Vegetation doch keineswegs nothwendig an das Leben der Thiere gebunden erscheint.

Bestandtheile desselben, der Proteïnstoffe nämlich, führen, unsere Aufmerksamkeit zu schenken.[1])

Während die Assimilationsprodukte allein aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehen, enthalten alle Proteïnstoffe neben diesen Elementen — was von ganz hervorragender Bedeutung erscheint — noch Stickstoff sowie Schwefel. Die Entstehung der Eiweisskörper ist demnach nur unter Beihülfe stickstoff- sowie schwefelhaltiger Verbindungen möglich.

Wenn man grüne Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur cultivirt und den Untersuchungsobjecten allein anorganische Körper, den Stickstoff speciell in Form von Ammoniaksalzen oder salpetersauren Salzen, als Nahrungsmittel darbietet, so zeigt sich, dass sich die Gewächse durchaus normal entwickeln. Für uns beansprucht zumal diese Thatsache ein lebhaftes Interesse, dass unter den bezeichneten Umständen die Bildung bedeutender Proteïnstoffquantitäten erfolgen kann, und es ist von vornherein sicher, dass die Entstehung der Eiweisskörper auf Kosten der in Folge des Assimilationsprozesses erzeugten stickstofffreien organischen Verbindungen sowie der Salpetersäure oder des Ammoniaks erfolgt. Erinnert man sich ferner an die sicher festgestellte Thatsache, dass die Pilze, z. B. die Gährungspilze, im Stande sind, unter geeigneten sonstigen Vegetationsbedingungen auf Kosten von Zucker und Ammoniaksalzen erhebliche Proteïnstoffquantitäten zu bilden,[2]) so wird man in der Ansicht, nach welcher in den Pflanzenzellen aus stickstofffreien organischen und stickstoffhaltigen anorganischen Stoffen Proteïnkörper hervorgehen können, nur bestärkt. Die hier zuletzt erwähnten Erfahrungen beanspruchen aber noch ein weitergehenderes Interesse, denn sie zeigen, dass der Prozess der Proteïnstoffbildung selbst in Zellen erfolgen kann, die kein Chlorophyll enthalten. Andererseits muss die Eiweissbildung aber auch in grünen Zellen zu Stande kommen können, wie dies sofort klar ist, wenn man bedenkt, dass der Organismus vieler Algen nur aus solchen grünen Zellen besteht, während in denselben doch ohne Zweifel aus Assimilationsprodukten und stickstoffhaltigem anorganischem Material Proteïnstoffe gebildet werden. Die Erzeugung von Eiweissstoffen ist also sowohl in chlorophyllfreien als auch in chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen möglich.

Mit Rücksicht auf den Ort der Proteïnstoffbildung im Organismus der höheren Gewächse sprechen einige Thatsachen dafür, dass die Eiweissstoffe namentlich in den Blättern entstehen. Dieselben sind reich an Assimilationsprodukten; dagegen hat Emmerling[3]) festgestellt, dass der Salpetersäuregehalt der Blätter ein sehr geringfügiger ist, während die von den Pflanzen aus dem Boden aufgenommene Salpetersäure in allen Theilen der Wurzeln sowie der Stengel in reichlicheren Quantitäten nachgewiesen werden kann.

---

[1]) Die im dritten Hauptabschnitt vorzunehmende Unterscheidung zwischen lebendigen und todten Eiweiss- oder Proteïnstoffmolekülen lasse ich hier noch gänzlich ausser Acht.

[2]) Vergl. die Zusammenstellungen in A. Mayer's Gährungschemie. 1874. pag. 109.

[3]) Vergl. Emmerling, Versuchsstationen. Bd. 24, pag. 113.

Die Salpetersäure scheint also vor allen Dingen in den Blättern mit den Assimilationsprodukten zur Bildung von Eiweisssubstanzen in chemische Wechselwirkung zu treten. Uebrigens mögen Proteïnstoffe in geringerer Menge auch in anderweitigen Pflanzenorganen entstehen, und ferner berechtigt das Gesagte nicht zu der Annahme, dass die Proteïnstofferzeugung zumal in dem Assimilationsgewebe der Gewächse selbst stattfindet. Wir haben vielmehr sichere Anhaltspunkte für die Anschauung, nach welcher gerade chlorophyllfreie Elementarorgane der höheren Pflanzen in erster Linie als Orte der Eiweissproduktion anzusehen sind.

Es ist nämlich höchst wahrscheinlich, worauf auch Sachs[1]) kürzlich wieder mit so besonderem Nachdruck hingewiesen hat, dass die Eiweissbildung insbesondere in den Siebröhren der Gefässbündel zur Geltung kommt. Dieselben führen in jüngeren Sprossaxen und Blättern beträchtliche Mengen eines eiweissreichen Schleimes. Ferner ist bekannt, dass in der Nähe der Siebröhren ganz allgemein Zellenschichten verlaufen, die reich an Stärke sind, ja selbst im Inhalt der Siebröhren ist das Vorhandensein feinkörniger Stärke nachgewiesen. Endlich verdient mit Rücksicht auf die hier in Rede stehenden Verhältnisse Erwähnung, dass in der Nähe der Siebröhrenbündel sehr gewöhnlich Zellschichten vorhanden sind, in denen sich oxalsaurer Kalk in Krystallen ablagert.[2]) Alle diese Thatsachen machen die Annahme sehr wahrscheinlich, nach welcher die Eiweissbildung in erster Linie in den Siebröhren erfolgt. Die den Siebröhren zugeführten Assimilationsprodukte vereinigen sich in denselben mit den aus dem Boden stammenden stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen zu Proteïnstoffen, und diese letzteren häufen sich zunächst in den Siebröhren selbst an. Das in der Nähe der Siebröhren aufgehäufte Calciumoxalat ist aber, wie wir alsbald sehen werden, als ein bei der Eiweisserzeugung entstehendes Nebenprodukt aufzufassen.

Wenn man von der gewiss begründeten Vorstellung ausgeht, dass die Proteïnstoffbildung nicht allein in den grünen, sondern überhaupt in allen Pflanzenzellen, mögen dieselben Chlorophyll führen, oder mag ihnen dasselbe fehlen, erfolgen kann, so ist von selbst klar, dass dem Prozesse, welcher bei der Erzeugung von Eiweisskörpern zur Geltung kommt, ein wesentlich anderer Charakter als dem Assimilationsvorgange eigenthümlich sein muss. In der That haben die vorliegenden experimentellen Forschungen zu dem Ergebnisse geführt, dass die Proteïnstoffbildung, aus stickstofffreien organischen Körpern (z. B. Substanzen von der Zusammensetzung der Kohlehydrate) und stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen (z. B. Salpetersäure), wie von vornherein zu erwarten, nicht mit einer Sauerstoffabscheidung, sondern im Gegentheil mit Kohlensäureproduktion verbunden ist.[3])

---

[1]) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. pag. 392.

[2]) Ueber die Krystallscheide der Bastbündel vergl. H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 10, pag. 68 u. 84.

[3]) Die Prozesse, welche bei der Proteïnstoffbildung zur Geltung kommen, gehören,

Kellner[1]) beobachtete, dass die Salpetersäure, welche keimenden Samen (Erbsen) in Verbindung mit Basen dargeboten wird, und welche die Samen aufgenommen haben, mit fortschreitender Evolution des Embryo verschwindet. Die Salpetersäure ist unzweifelhaft mit den vorhandenen Kohlehydraten in chemische Wechselwirkung getreten, und die zur Geltung kommenden Prozesse haben schliesslich zur Bildung von Proteïnstoffen geführt. Besondere Beachtung verdient aber hier mit Bezug auf das oben Gesagte der Umstand, dass die Erbsen, welche salpetersaure Salze aufgenommen hatten, ausnahmslos in der Zeiteinheit grössere Kohlensäuremengen producirten als diejenigen, denen jene stickstoffhaltige anorganische Substanz nicht zur Disposition gestellt worden war. Die Proteïnstoffbildung auf Kosten von Kohlehydraten sowie Salpetersäure ist, so dürfen wir gewiss schliessen, mit Kohlensäurebildung verbunden.

Sehen wir zunächst gänzlich von dem Schwefelgehalte der Proteïnstoffe ab, so können wir die Zusammensetzung derselben durch die empirische Formel $C_{12}H_{19}N_3O_4$ ausdrücken, und wir können uns ferner, wie es A. Mayer bereits gethan, mit Hülfe der nachstehenden Formelgleichung eine Vorstellung über die bei der Eiweissbildung stattfindende Reaction bilden:

$$C_{37}H_{74}O_{37} + 6HNO_3 = 2C_{12}H_{19}N_3O_4 + 21H_2O + 13CO_2.$$

Es darf als höchst wahrscheinlich angesehen werden, dass die salpetersauren Salze, welche mit Hülfe der Wurzeln von den Pflanzen aufgenommen worden sind, nicht direkt mit stickstofffreien organischen Stoffen zur Bildung der Proteïnkörper in chemische Wechselwirkung gerathen. Emmerling[2]) hat nämlich gefunden, dass salpetersaurer Kalk sowie salpetersaures Kali selbst in sehr verdünnten Lösungen ausserhalb des Organismus durch Oxalsäure zersetzt werden können, und es ist anzunehmen, dass die im vegetabilischen Organismus so häufig entstehende Oxalsäure (wahrscheinlich auch andere organische Säuren) ebenfalls zersetzend auf die Nitrate einwirkt. Als Produkte des Zersetzungsprozesses werden einerseits oxalsaure Salze gebildet, die sich entweder im Pflanzensaft auflösen (oxalsaure Alkalien), oder in Krystallform in den Zellen abgeschieden werden (oxalsaurer Kalk[3]), andererseits wird aber Salpetersäure in Freiheit gesetzt. Dieser chemisch active Körper wirkt auf organische stickstofffreie Verbindungen ein. Es kommt unter Kohlensäure- sowie Wasserabscheidung ein Reductionsprozess zu Stande, der sowohl in chlorophyllhaltigen als auch in chlorophyllfreien Zellen vor sich gehen kann und für dessen Stattfinden eine ausserhalb der Pflanze vorhandene Kraftquelle nicht erforderlich ist. Als Endprodukte

---

wie im dritten Hauptabschnitt gezeigt werden soll, in die Kategorie der Stoffwechselvorgänge.

[1]) Vergl. Kellner, Versuchsstationen. Bd. 17, pag. 408.

[2]) Vergl. Emmerling, Versuchsstationen. Bd. 17, pag. 173.

[3]) Ich will hier noch bemerken, dass nach Holzner (Flora, 1867) auch dadurch Krystalle von oxalsaurem Kalk in den Pflanzenzellen entstehen, dass die Oxalsäure zersetzend auf phosphorsauren und schwefelsauren Kalk einwirkt.

der Reaction sind, abgesehen von der Kohlensäure sowie dem Wasser, Proteïnstoffe anzusehen. Möglich ist es, dass als intermediäre Produkte Säureamide oder Amidosäuren gebildet werden.[1])

Dass das Ammoniak als solches chlorophyllhaltigen sowie chlorophyllfreien Gewächsen als Nahrungsmittel dienen kann, ist kaum zweifelhaft. Die Prozesse, welche bei der Proteïnstoffbildung auf Kosten von Ammoniak und stickstofffreien organischen Stoffen zur Geltung kommen, sind den soeben etwas specieller betrachteten in vieler Hinsicht ähnlich, namentlich insofern, als die Eiweissbildung aus stickstofffreien organischen Substanzen und Ammoniak ebenfalls mit Kohlensäure- sowie Wasserabscheidung verbunden sein wird. Die Frage, ob der freie atmosphärische Stickstoff für die Proteïnstoffbildung von Bedeutung erscheint, und ob stickstoffhaltigen organischen Körpern eine Bedeutung in der hier in Rede stehenden Beziehung beigemessen werden darf, soll im folgenden Paragraphen ihre Beantwortung finden.

§ 9. Die stickstoffhaltigen Nahrungsmittel der Pflanzen. — a) Der freie atmosphärische Stickstoff. Mit der Frage, ob der ungebundene Stickstoff der Luft in den Pflanzen zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden kann, haben sich die Pflanzenphysiologen bereits lange beschäftigt. Diese Frage beansprucht auch in der That ein hohes theoretisches sowie praktisches Interesse, und es ist erfreulich, dass wir heute im Stande sind, dieselbe in ganz bestimmter Weise zu beantworten. Nachdem Saussure durch seine bezüglichen Untersuchungen zu dem Resultat gelangt war, dass der freie Stickstoff der Luft nicht von den Pflanzen verarbeitet werden könne, stellte weiterhin vor allen Dingen Boussingault[2]) sehr gründliche Forschungen über den nämlichen Gegenstand an. Die mit peinlichster Sorgfalt von Boussingault durchgeführten Versuche haben ebenfalls zu dem Resultate geführt, dass der freie Stickstoff der Atmosphäre nicht zur Erzeugung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen in der Pflanze Verwendung findet.

Bei der Ausführung der Versuche entwickelten sich die Pflanzen, mit denen Boussingault experimentirte, in ausgeglühtem Bimsstein, der mit Asche gemengt und mit destillirtem Wasser befeuchtet wurde. Die Pflanzen befanden sich stets mit einer Luft in Berührung, welche keine Stickstoffverbindungen enthielt, und ein Vergleich des Stickstoffgehalts der ausgelegten Samen mit demjenigen der geernteten Pflanzen nach Abschluss der Versuche, musste demnach Aufschluss über die Frage nach der Verwerthbarkeit des freien atmosphärischen Stickstoffs seitens der Gewächse geben. Ich gehe hier nicht specieller auf die von Boussingault bei der Ausführung seiner Untersuchungen in Anwendung gebrachte Methode ein, sondern theile sogleich einige Ergebnisse der Beobachtungen mit.

---

[1]) Vergl. Emmerling, Versuchsstationen. Bd. 24, pag. 113 und Kellner, landwirthschl. Jahrbücher. Bd. 8. Supplementheft.

[2]) Vergl. Boussingault, Compt. rend. T. 39. pag. 601.

Versuchspflanze.	Dauer der Versuche.	Gewicht der Aussaat in Grm.	Gewicht der Ernte in Grm.	Stickstoff der Aussaat in Grm.	Stickstoff der Ernte in Grm.	Stickstoffgewinn oder Verlust in Grm.
Zwergbohne . .	2 Monate	0,780	1,870	0,0349	0,0340	— 0,0009
Hafer	$2^{1}/_{2}$ „	0,139	0,440	0,0031	0,0030	— 0,0001
Weisse Lupine .	6 Wochen	0,825	1,820	0,0480	0,0483	+ 0,0003

Die Differenzen zwischen dem Stickstoffgehalt der Aussaat und der Ernte sind so unbedeutend, dass der Ursprung derselben unzweifelhaft auf kleine Beobachtungsfehler zurückgeführt werden muss, und dass es entschieden als berechtigt erscheint, den freien Stickstoff der Atmosphäre auf Grund der Resultate der mitgetheilten sowie anderweitiger Experimente Boussingault's als einen Körper anzusehen, der in den Pflanzenzellen nicht zur Bildung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen dienen kann.

Die von Boussingault über das Verhalten des freien Stickstoffs in den Gewächsen ausgesprochenen Ansichten wurden aber keineswegs allgemein als richtig anerkannt. Namentlich hat Ville[1]) versucht, auf experimentellem Wege den Nachweis zu liefern, dass der freie Stickstoff in den Pflanzenzellen zur Bildung von organischen Stickstoffverbindungen Verwendung finden könne, aber diese Anschauung hat sich mehr und mehr als eine unhaltbare erwiesen. Vor allen Dingen haben die ausgedehnten Arbeiten von Lawes, Gilbert und Pugh wesentlich dazu beigetragen, die Resultate der Untersuchungen Boussingaults zu Ehren zu bringen, und heute besteht unter den vorurtheilsfreien Pflanzenphysiologen kein Zweifel mehr darüber, dass der freie atmosphärische Stickstoff nicht direkt für die Zwecke der Ernährung der Pflanzen Verwendung findet. Dieses Ergebniss hat nachgewiesenermaassen nicht nur Gültigkeit für die höheren Gewächse, sondern ebenso für die niederen z. B. die Hefepilze und andere.

b) Die Salpetersäure. Die Salpetersäure kann in Verbindung mit Basen (zumal Kalk, Natron, Kali) von den Pflanzenwurzeln leicht aufgenommen werden, und der experimentellen Behandlung der Frage, ob die Salpetersäure in den Pflanzenzellen zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung findet, stellen sich auch keine besonderen Schwierigkeiten in den Weg. Man braucht die Untersuchungsobjecte nur in einem ausgeglühten Bodenmaterial oder in einer Nährstofflösung zu cultiviren, welche hinreichende Quantitäten der erforderlichen Pflanzennährstoffe (den Stickstoff in Form von Salpetersäure) enthalten, und die Vegetation der Pflanzen genauer ins Auge zu fassen. Vergleicht man die Gewächse, die sich unter den bezeichneten Verhältnissen entwickelt haben, mit solchen, welche bei völligem Ausschluss eines geeigneten stickstoffhaltigen Nahrungsmittels, sonst aber unter normalen Vegetationsbedingungen, cultivirt worden sind, so zeigt sich, dass diese letzteren Pflanzen eine höchst kümmerliche Ausbildung und kaum eine Zunahme ihres Stickstoffgehalts erfahren, während

[1]) Vergl. Ville, Compt. rend., T. 35, 38 und 41.

jene ersteren kräftig gedeihend, reichliche Proteïnstoffmengen bilden.[1]) Zahlreiche Beobachtungen haben übereinstimmend zu dem Ergebnisse geführt, dass viele höhere Gewächse die Salpetersäure als Nahrungsmittel verwerthen können, und dass dieselben durchaus normal zur Entwicklung gelangen, wenn ihnen die Gesammtmenge des erforderlichen Stickstoffs in Form von Salpetersäure dargeboten wird.

c) Das Ammoniak. Der Behandlung der Frage nach der Bedeutung des Ammoniaks als Pflanzennahrungsmittel stellen sich nicht unerhebliche Schwierigkeiten in den Weg, und ich bin sogar der Ansicht, dass diese Frage heute noch keineswegs absolut sicher beantwortet ist. Wenn man den Gewächsen, die sich, in einem Bodenmaterial wurzelnd, unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen befinden, den Stickstoff in Form von Ammoniak darbietet, so liegt immer, wie weiter unten noch specieller gezeigt werden soll, die Möglichkeit vor, dass das Ammoniak im Boden durch Oxydationsprozesse in Salpetersäure übergeführt wird, und dass diese erst die Pflanzen mit Stickstoff versorgt. Daher sind alle jene Versuche, welche zur Entscheidung der hier in Rede stehenden Frage angestellt wurden, und bei deren Ausführung sich die Pflanzen im Boden wurzelnd entwickelten, nach meiner Ueberzeugung nicht durchaus beweiskräftig. Beachtenswerther scheinen dagegen die Resultate der Versuche von G. Kühn und Hampe[2]) zu sein, denn die Untersuchungsobjecte dieser Beobachter wurzelten nicht in einem Bodenmaterial, sondern sie nahmen den Nährstoff (Stickstoff in Form von Ammoniak) aus wässeriger Lösung auf. Aber selbst die Ergebnisse dieser Versuche beweisen nicht zwingend, dass das Ammoniak, ohne vorher in Salpetersäure übergeführt worden zu sein, von der Pflanze als Nahrungsmittel verwerthet worden ist. Wenn die ein Ammoniaksalz enthaltende Nährstofflösung in den vegetabilischen Organismus eindringt oder sich in demselben verbreitet, so machen sich, wie im zweiten Abschnitt genauer gezeigt werden soll, Imbibitionsvorgänge geltend. Die Möglichkeit der Salpetersäurebildung ist dabei keineswegs ausgeschlossen, und es fragt sich, ob das den Pflanzenzellen zur Disposition stehende stickstoffreiche Nahrungsmittel nicht erst in dem Maasse, wie die Salpetersäurebildung zu Stande kommt, für die Zwecke der Proteïnstofferzeugung Verwendung findet.

Bei alledem liegt eigentlich kein Grund zu der Annahme vor, dass das Ammoniak niemals direkt zur Entstehung von Eiweissstoffen in der Pflanze verwerthet werde. Vielmehr ist es sehr wahrscheinlich, dass das Ammoniak, wie die Salpetersäure, direkt mit stickstofffreien organischen Stoffen in den Pflanzenzellen in Wechselwirkung geräth, und zur Bildung von Eiweisskörpern Veranlassung giebt. Dies hat unzweifelhaft nicht nur

---

[1]) Solche Versuche, wie wir sie hier im Sinne haben, sind von Boussingault, Knop (vergl. Kreislauf des Stoffs, Bd. 1, pag. 613), Stohmann und Anderen durchgeführt worden.

[2]) Vergl. G. Kühn und Hampe, Versuchsstationen. 1867. pag. 157 und 167.

für die niederen Pflanzen, sondern ebenso für die höheren Gewächse Gültigkeit. Diese letzteren sind einerseits im Stande, Ammoniaksalze aus dem Boden aufzunehmen, andererseits kommt ihren oberirdischen Theilen nach den Untersuchungen von Sachs[1]) und A. Mayer[2]) die Fähigkeit zu, Ammoniak, welches sich in der Atmosphäre vorfindet, zu absorbiren und für die Zwecke der Proteïnstoffbildung zu verwerthen.

d) Stickstoffhaltige organische Verbindungen. Die vorstehenden Auseinandersetzungen haben zu dem Ergebnisse geführt, dass der freie atmosphärische Stickstoff nicht als solcher für die Bildung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen in der Pflanzenzelle Verwendung finden kann. Dagegen ist die Salpetersäure unzweifelhaft als ein sehr wichtiges Pflanzennahrungsmittel anzusehen. Dasselbe gilt für das Ammoniak, und höchst wahrscheinlich kann dieser Körper unmittelbar als solcher im vegetabilischen Organismus verarbeitet werden. Es ist leicht begreiflich, dass man bei dem Studium des Ernährungsprozesses der Pflanzen noch ferner die Frage ins Auge fasste, ob bestimmten stickstoffhaltigen organischen Verbindungen die Fähigkeit zukomme, die Gewächse mit Stickstoff zu versorgen, und zwar verfuhr man bei der Ausführung der bezüglichen Experimente im Allgemeinen derartig, dass man die Untersuchungsobjecte mit Hülfe der Methode der Wassercultur erzog. Die Nährstofflösungen, mit denen sich die Wurzeln in Berührung befanden, enthielten dabei neben Mineralstoffen lediglich stickstoffhaltige organische Körper.

Cameron[3]) sowie Hampe[4]) geben an, dass der Harnstoff von den höheren Pflanzen als Nahrungsmittel verwerthet werden könne. Der letztere Forscher hat die Gegenwart des Harnstoffs während der Versuche in seinen Untersuchungsobjecten (Gersten- und Maispflanzen) nachweisen können. Harnsäure, Hippursäure sowie Guanin beförderten die Entwicklung der Pflanzen weniger als Harnstoff. Auch Leucin, Tyrosin und Glycocoll werden nach Knop und W. Wolf[5]) von Roggenpflanzen aufgenommen und können im Organismus derselben als Nahrungsmittel fungiren. Andere organische Körper (z. B. Coffeïn, Chinin, Morphin etc.) sind dagegen nach den zuletzt genannten Forschern dazu nicht im Stande.

Man könnte daran denken, dass gewisse stickstoffhaltige organische Stoffe nur in dem Maasse in den Pflanzenzellen zur Verarbeitung gelangen, wie sie Zersetzungen erfahren, so dass erst die entstehenden Zersetzungsprodukte (zumal das Ammoniak) zur Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden. Aber es liegt wenigstens für manche Fälle kein Grund zu einer derartigen Annahme vor. Vielmehr ist es z. B. für Leucin sowie Tyrosin so gut wie gewiss, dass diese Körper unmittelbar in den

[1]) Vergl. Sachs, Chemischer Ackersmann. 1860. pag. 159.
[2]) Vergl. A. Mayer, Versuchsstationen. Bd. 17.
[3]) Vergl. Cameron, Versuchsstationen. Bd. 8. pag. 235.
[4]) Vergl. Hampe, Versuchsstationen. Bd. 7, 8 und 9.
[5]) Vergl. Knop, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 618.

Pflanzen verarbeitet werden, und ich möchte mich hier auf die im dritten Abschnitt eingehender zu begründende Thatsache stützen, dass die stickstoffhaltigen Körper des lebensthätigen Plasma fortdauernd unter anderem Säureamide sowie Amidosäuren als Zersetzungsprodukte liefern, die aber unter Beihülfe von stickstofffreien organischen Stoffen aufs Neue zur Regeneration von Proteïnstoffen Verwendung finden können.

e) Die für die Ernährung der Pflanzen geeignetsten Stickstoffverbindungen. Es ist nicht genug zu betonen, dass den verschiedenen stickstoffhaltigen Verbindungen, welche überhaupt in Pflanzenzellen zur Proteïnstoffbildung dienen können, keineswegs in allen Fällen dieselbe Bedeutung für das Zustandekommen des in Rede stehenden Prozesses beigemessen werden darf. Die Salpetersäure ist für die höheren chlorophyllhaltigen Gewächse gewiss im Allgemeinen als die geeignetste Verbindung anzusehen, in welcher der Stickstoff denselben dargeboten werden kann. Aber dennoch ist schon hier zu betonen, dass nach Lehmann[1]) die Maispflanzen während der ersten Stadien ihrer Entwicklung besser gedeihen, wenn ihnen Ammoniaksalze (schwefelsaures Ammoniak) dargeboten werden, als dann, wenn sie salpetersaure Salze empfangen. Bei weiterer Entwicklung der Maispflanzen sollen sich die Verhältnisse umkehren; die Salpetersäure erweist sich dann als eine geeignetere Stickstoffquelle als das Ammoniak. Buchweizenpflanzen gehen zu Grunde, wenn ihnen der Stickstoff allein in Form von Ammoniaksalzen dargeboten wird. Welche Körper als die geeignetsten stickstoffhaltigen Nahrungsmittel der phanerogamen Saprophyten und Parasiten anzusehen sind, ist noch nicht sicher festgestellt. Dagegen liegen mit Bezug auf Stickstoffversorgung niederer chlorophyllfreier Organismen, zumal der Hefepilze, beachtenswerthe Angaben vor.[2]) Es hat sich ergeben, dass Proteïnstoffe die Hefezellen in dem Maasse wie sie diffusionsfähig sind, mit Stickstoff versorgen können. Besonders geeignet haben sich aber Peptone als Nahrungsmittel der Hefezellen erwiesen, und auch anderweitige stickstoffreiche organische Körper (Allantoïn, Harnstoff etc.) ermöglichen die Entwicklung derselben. Sehr beachtenswerth ist endlich die Thatsache, dass sich die Hefe in einer Flüssigkeit, die neben Zucker und Mineralstoffen allein Ammoniaksalze enthält, normal auszubilden vermag, während die Salpetersäure, also diejenige Verbindung, welche für die höheren pflanzlichen Organismen als stickstoffhaltiges Nahrungsmittel in erster Linie in Betracht kommt, nicht im Stande ist, den genannten Pilz mit Stickstoff zu versorgen.

§ 10. Die stickstoffhaltigen Pflanzennahrungsmittel in der Natur. — Im Vorstehenden konnte es sich zunächst nur darum handeln, zu untersuchen, welche Verbindungen überhaupt befähigt sind, den Pflanzen als stickstoffhaltige Nahrungsmittel zu dienen. Eine ganz andere

---

[1]) Vergl. Lehmann, Zeitschrift des landwirthschaftl. Vereins in Bayern. 1874. pag. 451.

[2]) Vergl. die Zusammenstellungen von A. Mayer, Gährungschemie. 1874. pag. 113.

Frage ist diejenige nach den stickstoffhaltigen Substanzen, welche den vegetabilischen Organismen in der Natur als Nahrungsmittel zur Disposition stehen. Wir berühren damit einen Gegenstand der Pflanzenphysiologie, für dessen Verständniss es absolut nothwendig ist, sich mit gewissen Lehren der Bodenkunde vertraut gemacht zu haben, wie denn überhaupt nicht genug betont werden kann, dass die Bodenkunde als eine der wesentlichsten Hülfswissenschaften der Pflanzenphysiologie anzusehen ist, eine Wahrheit, die selbst heute oft nicht in genügender Weise gewürdigt wird.

Wir haben gesehen, dass die Pflanzen gewisse anorganische sowie organische stickstoffhaltige Verbindungen als Nahrungsmittel verwerthen können. Ursprünglich ist die Gesammtmenge des Stickstoffs jener Verbindungen unzweifelhaft in ungebundener Form, d. h. als freier Stickstoff, in der Atmosphäre vorhanden gewesen. Es fragt sich daher, welche Prozesse den freien Stickstoff in der Natur in chemische Verbindung mit anderweitigen Elementen bringen können.[1]) Wenn sich, wie es thatsächlich der Fall, kleine Wasserstoffmengen in der Luft vorfinden, so können sich diese unter Vermittelung des elektrischen Funkens (Blitz) mit Stickstoff zu Ammoniak vereinigen. Schönbein[2]) hat ferner bekanntlich angegeben, dass sich häufig, z. B. schon bei der Verdunstung des Wassers, salpetrigsaures Ammoniak bilde. Diese Angabe ist, wie von Carius[3]) nachgewiesen worden, unrichtig; überhaupt hat der zuletzt genannte Forscher gezeigt, dass als durch Thatsachen nachgewiesene Entstehungsweisen von salpetriger Säure und Salpetersäure in der Luft nur die folgenden anzusehen sind:

a) Aus freiem Stickstoff.
   1. Durch elektrische Entladung in Luft;
   2. Durch Oxydation verschiedener Körper an der Luft.

b) Oxydation von Ammoniak.
   1. Durch elektrische Entladung;
   2. Durch Ozon.

Man hat häufig behauptet, dass der freie Stickstoff auch im Stande sei, sich unter geeigneten Umständen mit organischen stickstofffreien Körpern zu verbinden;[4]) für mich ist es aber noch fraglich, ob wirklich auf einem derartigen Wege stickstoffhaltige organische Substanzen entstehen können.

Die relativ geringen Mengen von Ammoniak (kohlensaures Ammoniak), salpetriger Säure sowie Salpetersäure (in Verbindung mit Ammoniak),

---

[1]) Vergl. die Zusammenstellung in meinem Lehrbuch der Bodenkunde. 1876. pag. 477.

[2]) Vergl. Schönbein, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 124. pag. 1.

[3]) Vergl. Carius, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 174. pag. 1.

[4]) So entstehen nach Berthelot (vergl. Comptes rendus, Bd. 83, pag. 677) amidartige Verbindungen, wenn Zellstoff oder Dextrin mit Luft unter dem Einfluss elektrischer Spannungen in Wechselwirkung gerathen.

welche sich in der Luft vorfinden, werden unter Vermittelung der atmosphärischen Niederschläge dem Boden zugeführt. Diese Körper, sowie auch die stickstoffhaltigen organischen und anorganischen Verbindungen, welche in Folge der Fäulniss thierischer und pflanzlicher Reste im Boden entstehen, können von den Pflanzen als Nahrungsmittel verwerthet werden. Aber man würde fehlgehen, wollte man annehmen, dass den Stickstoffoxyden, dem Ammoniak sowie den stickstoffhaltigen organischen Stoffen sämmtlich in der Natur die nämliche Bedeutung als stickstoffhaltige Nahrungsmittel der Pflanzen zukäme. Einer solchen Annahme gegenüber liessen sich schon unter Berücksichtigung des im vorigen Paragraphen Gesagten schwerwiegende Bedenken äussern, aber vor allen Dingen verdient an dieser Stelle der Umstand Erwähnung, dass die stickstoffhaltigen Verbindungen im Boden unter Vermittelung verschiedenartiger Prozesse mehr und mehr zur Bildung von Salpetersäure Veranlassung geben. Namentlich ist sehr beachtenswerth, dass das dem Boden aus der Luft zugeführte Ammoniak und ebenso dasjenige, welches im Boden selbst in Folge von Fäulnissprozessen entstanden ist, sehr leicht in Salpetersäure übergeht.[1]) Zwar mögen die Pflanzen der Luft mit Hülfe ihrer oberirdischen Organe geringe Ammoniakmengen entziehen; sie mögen auch kleine Mengen von Ammoniak oder stickstoffreichen organischen Verbindungen aus dem Boden aufnehmen. Die Salpetersäure, welche mit Basen in der Bodenflüssigkeit leicht lösliche Salze bildet, muss dennoch als das wichtigste stickstoffhaltige Nahrungsmittel der sich in der freien Natur entwickelnden höheren Gewächse angesehen werden.

Für die lebende Generation wildwachsender Pflanzen besitzen zunächst die im Boden in Folge des Fäulnissprozesses auf Kosten der stickstoffhaltigen Bestandtheile früherer Pflanzengenerationen entstandenen Stickstoffverbindungen die grösste Bedeutung. Zwar kann der Fäulnissprozess zu einer Entbindung freien Stickstoffs führen,[2]) aber der auf diese Weise entstehende Verlust von Stickstoffverbindungen wird dadurch wieder ausgeglichen, dass in der Natur Prozesse zur Geltung kommen, die eine Ueberführung des freien atmosphärischen Stickstoffs in gebundene Form bewerkstelligen.[3])

[1]) Ueber die Entstehung von Sapetersäure im Boden habe ich mich, namentlich unter Berücksichtigung der bezüglichen Arbeiten Knop's, eingehend in meiner Bodenkunde ausgesprochen.

[2]) Ueber die Freiwerdung von Stickstoff bei der Fäulniss vergl. auch E. Wolff (naturgesetzliche Grundlagen d. Ackerbaues. 1856, pag. 597) und König (landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 2, pag. 107).

[3]) Während die wildwachsenden Pflanzen ohne künstliche Stickstoffzufuhr normal gedeihen können und müssen, ist es beim Anbau der meisten Culturpflanzen nothwendig, dem Boden grössere oder geringere Quantitäten stickstoffreicher Düngemittel zuzuführen. Durch die Ernten wird dem Boden ja die Hauptmasse der producirten Pflanzensubstanz entzogen, und nachgewiesenermaassen reichen die stickstoffhaltigen Bestandtheile der meteorischen Niederschläge nicht aus, um die Vegetation mit hinreichenden Stickstoffquantitäten zu versorgen.

Drittes Kapitel.

Die Aschenbestandtheile der Pflanzen.

§ 11. Der Aschengehalt der Gewächse und die Zusammensetzung der Pflanzenaschen. Wenn man irgend welche Pflanzen oder Pflanzentheile (einzellige Gewächse, höhere Pflanzen, oder Wurzeln, Blätter, Blüthen, Samen etc.) verbrennt, so werden die organischen Stoffe derselben zerstört, aber es bleibt stets ein unverbrennlicher Rückstand, die Asche der Pflanzen oder Pflanzentheile, übrig. In dieser auf die angedeutete Weise gewonnenen Rohasche sind neben verschiedenen unwesentlichen Körpern (Staubtheilchen, die den Pflanzentheilen vor der Verbrennung vielleicht noch anhafteten und nicht von denselben getrennt werden konnten, Kohlenpartikelchen und Kohlensäure, welche sich in Folge der Einäscherung bildete) verschiedene für uns wichtige Basen und Säuren vorhanden. Subtrahirt man die Quantität jener unwesentlichen Bestandtheile von der Menge der erhaltenen Rohasche, so erlangt man Aufschluss über die Quantität der vorhandenen Reinasche. Ich will hier übrigens gleich bemerken, dass die Verbindungsformen, in denen die einzelnen Aschenbestandtheile in den Pflanzenaschen selbst auftreten, durchaus nicht immer dieselben sind, in denen man den einzelnen hier in Betracht kommenden Elementen oder chemischen Verbindungen im vegetabilischen Organismus begegnet. So findet sich die Hauptmasse des Schwefels z. B. in den Pflanzen in den Proteïnstoffen vor, während der Schwefel in den Aschen in Form von Schwefelsäure auftritt. Das Kali ist in den Pflanzenzellen häufig an Pflanzensäuren gebunden; die Pflanzenaschen enthalten oft reichliche Mengen kohlensauren Kalis.[1])

Für unsere weiteren Erörterungen dürfte es nicht ohne Interesse sein, zunächst einige Angaben über den Aschengehalt verschiedener Pflanzentheile sowie über die Zusammensetzung einiger Pflanzenaschen selbst mitzutheilen.[2]) Die folgenden Zahlen, welche Mittelwerthe repräsentiren, beziehen sich auf die Zusammensetzung von je 1000 Gewichtstheilen lufttrockener oder frischer Pflanzensubstanz.

	H_2O	Asche	K_2O	Na_2O	MgO	CaO	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl	S
Kartoffelknolle .	750	9,4	5,6	0,1	0,4	0,2	1,8	0,6	0,2	0,3	0,2
Runkelrübenwurzel	816	8,0	4,0	0,8	0,7	0,5	1,1	0,4	0,3	0,2	
Cichorienwurzel .	800	10,4	4,2	0,8	0,7	0,9	1,5	1,0	0,6	0,4	
Kartoffelblätter .	770	11,8	0,7	0,1	2,7	5.5	0,6	0,6	0,5	0,4	0,5
Weisskraut . . .	885	12,4	6,0	0,5	0,4	1,9	2,0	1,1	0,1	0,3	0,5
Winterweizenstroh	141	42,6	4,9	1,2	1,1	2,6	2,3	1,2	28,2		1,6
Winterroggenstroh	154	40,7	7,6	1,3	1,3	3,1	1,9	0,8	23,7		0,9

[1]) Vergl. übrigens meine vergl. Physiologie d. Keimungsprozesses d. Samen. 1880. pag. 89.

[2]) Vergl. E. Wolff, Die mittlere Zusammensetzung der Aschen etc., 1865 und Aschenanalysen etc., 1871.

4*

	H_2O	Asche	K_2O	Na_2O	MgO	CaO	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl	S
Haferstroh . . .	141	44,0	9,7	2,3	1,8	3,6	1,8	1,5	21,2		1,7
Erbsenstroh . .	143	49,2	10,7	2,6	3,8	18,6	3,8	2,8	2,8	3,0	0,7
Weizenfrüchte . .	143	17,7	5,5	0,6	2,2	0,6	8,2	0,4	0,3		1,5
Roggenfrüchte . .	149	17,3	5,4	0,3	1,9	0,5	8,2	0,4	0,3		1,7
Haferfrüchte . .	140	26,4	4,2	1,0	1,8	1,0	5,5	0,4	12,3		1,7
Rapssamen . . .	120	37,3	8,8	0,4	4,6	5,2	16,4	1,3	0,4	0,1	8,2
Leinsamen . . .	118	32,2	10,4	0,6	4,2	2,7	13,0	0,4	0,4	—	1,7
Lupinensamen . .	138	34,0	11,4	6,0	2,1	2,7	8,7	2,3	0,3	0,6	
Birkenholz . . .	150	2,6	0,3	0,2	0,2	1,5	0,2	—	0,1	—	
Nussbaumholz . .	150	25,5	3,9	—	2,0	14,2	3,1	0,8	0,7	0,1	
Kiefernholz . . .	150	2,6	0,3	0,1	0,2	1,3	0,2	0,1	0,4	—	

Es liegt mir durchaus fern, die Resultate, zu denen man bei dem Studium der Zusammensetzung der Pflanzenaschen gelangt ist, einer eingehenderen Discussion zu unterziehen. Ich möchte hier allein auf einige allgemeine Gesichtspunkte hinweisen und hebe zunächst hervor, dass die Früchte sowie Samen im Allgemeinen weniger Asche als das Stroh (Stengel- und Blattgebilde) der nämlichen Pflanze enthalten. Die Asche der Früchte und Samen ist relativ reich an Phosphorsäure und Magnesia; ebenso enthält sie oft ziemlich viel Kali. Die Strohasche zeichnet sich dagegen durch einen hohen Kalk- und Kieselsäuregehalt aus. Die Asche der Knollen und Wurzeln ist reich an Kali; die Holzasche enthält namentlich erhebliche Kalkmengen.

Die genannten Stoffe (Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Phosphor, Schwefel, Silicium, Chlor und Eisen) kommen gemeinschaftlich fast in allen Pflanzenaschen vor. Andere Elemente werden seltener, obgleich noch immer in nicht unerheblicher Quantität und einer gewissen Allgemeinheit, in den Pflanzenaschen angetroffen. Das Jod findet sich in manchen Meeresalgen sowie Strandpflanzen in beträchtlichen Mengen vor. Ebenso hat man die Gegenwart des Fluors in manchen Pflanzenaschen nachgewiesen. Aluminiumreich sind namentlich die Aschen von Lycopodiaceen. Dem Mangan begegnet man sehr oft, aber nur in geringen Mengen, in den Pflanzenaschen. Das Zink kommt in der Asche einiger Pflanzen (*Viola tricolor*, *Thlaspi alpestre* etc.), wenn sie sich auf zinkreichem Boden entwickeln, in auffallend grosser Menge vor.[1])

Verschiedene Elemente werden nur in äusserst geringen Mengen in den Aschen der Gewächse angetroffen; sie besitzen zum Theil aber eine grosse Verbreitung. Ich nenne hier die folgenden Stoffe: Brom, Bor, Arsen, Lithium, Rubidium, Strontium, Baryum, Titan.

§ 12. Die Bedeutung der Aschenbestandtheile im Allgemeinen. Es darf uns nicht wundern, dass man vor etwa 100 Jahren noch

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 153.

nicht einmal darüber orientirt war, in welcher Weise die Aschenbestandtheile der Pflanzen in den Organismus gelangen. Wallerius meinte, dass das von den Gewächsen aufgenommene Wasser unter Vermittelung vitaler Kräfte z. Th. in Aschenbestandtheile übergeführt werde, und du Hamel hat in seiner bekannten „Physique des arbres“ ähnliche Anschauungen ausgesprochen. Von grossem historischem Interesse ist die Thatsache, dass die Akademie der Wissenschaften in Berlin selbst noch im Jahre 1800 die Frage stellen konnte, ob die Pflanzen die Aschenbestandtheile von aussen aufnehmen oder in ihrem Organismus durch vitale Kräfte erzeugen. Schrader, der sich zur Beantwortung dieser Frage anschickte, cultivirte Pflanzen in einem vermeintlich aschenfreien Bodenmaterial, und da er in den geernteten Untersuchungsobjecten grössere Mengen unverbrennlicher Stoffe als in den ruhenden Samen vorfand, so schloss er, dass dem vegetabilischen Organismus in der That die Fähigkeit zukomme, Aschenbestandtheile durch vitale Kräfte zu erzeugen.[1] Jablonski, Davy und Andere suchten die Unhaltbarkeit der Ansichten Schrader's darzuthun, aber der Nachweis, dass die Pflanzen nicht im Stande sind, Aschenbestandtheile durch vitale Kräfte zu erzeugen, ist merkwürdigerweise von Wiegmann und Polstorff[2]) erst im Jahre 1842 in aller Schärfe beigebracht worden.

Nachdem die Thatsache feststand, dass die Pflanzen die Aschenbestandtheile von aussen aufnehmen und keineswegs unter Vermittelung vitaler Kräfte in ihrem Organismus erzeugen, handelte es sich weiter um die Frage, ob jene unverbrennlichen Körper als wesentliche, unentbehrliche Pflanzennährstoffe oder nur als zufällige Bestandtheile der pflanzlichen Organismen zu betrachten seien. Saussure trat schon mit grosser Bestimmtheit für die erstere Ansicht ein; ebenso wurde dieselbe von Sprengel vertheidigt. Vor allen Dingen vertheidigte aber Liebig in seinem 1840 in erster Auflage erschienenen Buche: Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, sowie in vielen anderen Schriften die Ansicht von der Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Ernährung der Gewächse. Man mag sagen, dass Liebig's gesammte Beweisführung mehr oder weniger einen deductiven Charakter trägt; man mag jenem Forscher den Vorwurf machen, dass er gerade bei der Behandlung der uns hier speciell interessirenden Frage das Experiment zu wenig zur Begründung seiner Anschauungen heranzog; immer bleibt es Liebig's unbestreitbares Verdienst, das Problem nach der Bedeutung der Mineralstoffe für die Pflanzen zuerst mit der nothwendigen Schärfe ins Auge gefasst und dasselbe wesentlich in richtiger Weise gelöst zu haben. Liebig's epochemachende Schriften veranlassten viele Forscher, sich mit dem Studium des Mineralstoffbedarfs der Pflanzen zu beschäftigen, und allmählich

[1]) Vergl. über das Gesagte und das Folgende die ausführlichen historischen Darstellungen in meiner Inaugural-Dissertation. Leipzig, 1871.

[2]) Vergl. Wiegmann und Polstorff, Die Bedeutung der anorganischen Bestandtheile der Pflanzen. 1842. pag. 36.

drang die Ueberzeugung mehr und mehr durch, dass die Aschenbestandtheile der Gewächse, obgleich sie nur einen relativ kleinen Theil vom Gewicht der Trockensubstanz der Pflanzen ausmachen, dennoch als wesentliche Bestandtheile des pflanzlichen Organismus angesehen werden müssen.[1][2]

Man begnügte sich aber nicht damit, die Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Entwicklung der Pflanzen ganz im Allgemeinen erkannt zu haben. Vielmehr legte man sich jetzt naturgemäss die Frage nach der Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit der einzelnen Aschenbestandtheile für die Gewächse vor. Die Aschenanalysen ergaben, dass bestimmte Stoffe in besonders grossen Mengen, andere aber nur in kleinen Quantitäten in den Pflanzen angetroffen werden, während wieder andere gänzlich fehlen. Was Wunder, dass man zunächst auf den Gedanken kam, die Resultate der Aschenanalysen für die Beantwortung der Frage nach der Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit der Mineralstoffe für die Vegetation zu benutzen. Aber es liegt von vornherein die Möglichkeit vor, dass bestimmte Stoffe, die keine Bedeutung für die Pflanzen besitzen, dennoch zufällig, gemeinsam mit anderen unter Vermittelung der Wurzeln in den Organismus gelangen. Und in der That ist dem so. Das Natrium z. B. gehört, wie später gezeigt werden soll, zu den entbehrlichen Aschenbestandtheilen. Dennoch kommt jenes Element sehr allgemein in den Pflanzenaschen vor. Andere Körper zeigen ähnliche Verhältnisse.

Später kam man auf den Gedanken, die Wurzeln der Pflanzen, also diejenigen Organe derselben, welche die Mineralstoffaufnahme zu besorgen haben, in Medien zur Entwicklung zu bringen, die der Hauptsache nach aus einem indifferenten Material bestehen, dem man aber verschiedene Mineralstoffe beimischen konnte. Als indifferentes Material benutzt man entweder, wie Hellriegel dies zumal gethan hat, mit Säuren behandelten, ausgewaschenen und ausgeglühten Sand; insbesondere hat aber die weitere Verfolgung jener angedeuteten Bestrebungen zur Entwicklung der Methode der Wassercultur geführt.[3] Ich kann hier nicht specieller auf die Vorsichtsmaassregeln, welche man bei der Cultur von Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur in Anwendung zu bringen hat, eingehen. Im Allgemeinen verfährt man bei der Ausführung der Untersuchungen heute derartig, dass man die Samen der Untersuchungsobjecte keimen lässt, und die Wurzeln der Keimpflanzen mit einer Nährstofflösung, die auf 1 Liter Wasser z. B. 1 Grm. salpetersauren Kalk, $^1/_4$ Grm. phosphor-

[1]) Man vergl. z. B. Salm-Horstmar, Versuche und Resultate über die Nahrungsmittel der Pflanzen, 1856, und Journal für prakt. Chemie. Bd. 46. pag. 193.

[2]) Auch niedere Pflanzen, z. B. Gährungspilze etc., können nachgewiesenermaassen nicht ohne die Gegenwart von Mineralstoffen gedeihen.

[3]) Um die Ausbildung der Methode der Wassercultur haben sich namentlich Sachs (vergl. Handbuch der Experimentalphysiologie, pag. 124) und Knop (vergl. Kreislauf des Stoffs. Bd. 1, pag. 836) Verdienste erworben. Weitere bezügliche Untersuchungen sind von Sachs, Knop, Stohmann, Nobbe und Anderen namentlich in den verschiedenen Jahrgängen der Versuchsstationen mitgetheilt.

saures Kali, 1/4 Grm. salpetersaures Kali, 1/4 Grm. krystallisirtes Bittersalz, 1/4 Grm. Chlorkalium und wenig phosphorsaures Eisenoxyd enthalten kann, in Berührung bringt. Die Capacität der Gefässe, welche die Nährstofflösung enthalten, braucht 1000 oder 1500 Cc. nicht zu überschreiten. Vielfältige Versuche mit Hafer-, Gersten-, Mais- sowie Buchweizenpflanzen und manchen anderen Gewächsen haben ergeben, dass es gelingt, die Untersuchungsobjecte bei völligem Ausschluss des Bodens und organischer Stoffe zu üppiger Entwicklung zu bringen und viele reife Samen zu ernten.

Bei Benutzung der Lösung von der erwähnten Zusammensetzung entwickeln sich die Pflanzen also ganz normal. Bietet man nun aber einigen Exemplaren der Untersuchungsobjecte nicht die complete Nährstofflösung, sondern eine solche dar, in der vielleicht nur eines derjenigen Elemente, die in der ersteren vorhanden sind, fehlt, und zeigt sich jetzt, dass die Pflanzen nur eine kümmerliche Entwicklung erfahren, so muss der Schluss gezogen werden, dass jener fehlende Körper einen unentbehrlichen Pflanzennährstoff repräsentirt. Das Princip der Methode, welche bei der Ausführung der Untersuchungen über die Entbehrlichkeit oder Unentbehrlichkeit einzelner Aschenbestandtheile in Anwendung gebracht wird, ist demnach ein sehr einfaches, und wir wollen im Folgenden die Ergebnisse der mit Hülfe jener Methode durchgeführten Beobachtungen näher ins Auge fassen. Ueberdies wird aber auch die Frage nach der physiologischen Function der einzelnen Aschenbestandtheile im vegetabilischen Organismus unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

§ 13. Die Bedeutung der einzelnen Aschenbestandtheile. Die Zahlen, welche wir über die Zusammensetzung der Aschen einiger Pflanzen mitgetheilt haben, lassen erkennen, dass Schwefel, Phosphor, Silicium, Chlor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen als sehr verbreitete Aschenbestandtheile anzusehen sind, und wir wollen die Frage nach der Bedeutung dieser Elemente für die höheren Gewächse zunächst ins Auge fassen.

1. Der Schwefel. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Pflanzen sich bei Ausschluss des Schwefels höchst kümmerlich entwickeln und bald zu Grunde gehen. Die Gewächse können schwefelsaures Ammoniak, schwefelsaures Kali, schwefelsaures Natron, schwefelsaure Magnesia, schwefelsauren Kalk von aussen aufnehmen, und in der That ist ja bekannt, dass bestimmte Schwefelsäuremengen im vegetabilischen Organismus nachgewiesen werden können.[1]) Von besonderem Interesse ist aber die Thatsache, dass der Schwefel als ein wesentlicher Bestandtheil der Proteïnstoffe anzusehen ist, und dieser Umstand wirft auf die hauptsächlichste physiologische Function des Schwefels im Organismus ein helles Licht. Ohne die Gegenwart des Schwefels können sich die Plasmamassen in den Zellen nicht ausbilden, bei Abwesenheit jenes Elementes ist daher keine Entwicklung der Gewächse denkbar.

---

[1]) Vergl. Arendt, Das Wachsthum der Haferpflanze. Leipzig 1859. pag. 33.

Die in den Organismus eingeführten schwefelsauren Salze erfahren in demselben unter Vermittelung von Pflanzensäuren eine Zersetzung. Die frei gewordene Schwefelsäure unterliegt bei der Bildung der Proteïnstoffe unzweifelhaft wie die Salpetersäure einem Reductionsprozesse, und der Schwefel tritt mit Kohlenstoff, Wasserstoff etc. in chemische Verbindung.

Wenn sich die Proteïnstoffe des Plasma, dagegen im Zustande lebhafter Zersetzung befinden, und aus später zu erörternden Gründen keine rasche Neubildung von Proteïnstoffen erfolgen kann, so wird der Schwefel der Eiweisskörper unter Bildung von Schwefelsäure oxydirt, und dieselbe häuft sich in den Pflanzenzellen an. Dies ist z. B. in ausgeprägtester Weise nach den Untersuchungen von E. Schulze[1]) bei der Keimung der Samen von *Lupinus luteus* im Finstern der Fall.

Neben den Proteïnstoffen enthalten einige Pflanzentheile noch anderweitige schwefelhaltige Verbindungen, für deren Entstehung der Schwefel demnach ebenfalls unentbehrlich ist. Ich erinnere hier z. B. daran, dass in den schwarzen Senfsamen myronsaures Kali ($C_{10}H_{18}KNS_2O_{10}$) vorhanden ist.

2. Der Phosphor. Der Phosphor gehört zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen, und keine Pflanze kann bei Abwesenheit dieses Elementes eine irgendwie normale Entwicklung erfahren. Die Pflanzenwurzeln sind im Stande, die leicht löslichen Verbindungen der Phosphorsäure mit Kali, Natron, Kalk etc. aufzunehmen; aber sie können ebenso die schwer löslichen Eisenoxyd- und Kalkphosphate verwerthen.

Früher hat man den Phosphor wol als zur Constitution der Proteïnstoffe gehörend angesehen. Diese Anschauung hat neuerdings einer anderen, von Ritthausen[2]) vertretenen Platz gemacht, wonach die Phosphorsäure im Stande sein soll, sich chemisch mit den Eiweisskörpern zu verbinden. Neben phosphorsauren Salzen enthalten die Pflanzenzellen danach Phosphorsäureverbindungen der Proteïnstoffe. Die Angaben von W. Mayer[3]), wonach zwischen dem Gehalt der Getreidekörner an Phosphorsäure und Stickstoff stets ein constantes Verhältniss bestehen soll, scheinen diese Ansicht zwar wesentlich zu stützen, aber weitere Untersuchungen haben doch ergeben, dass jenes Verhältniss keineswegs ein so constantes ist, sondern innerhalb weiter Grenzen schwankt. Es ist gewiss, dass im Grossen und Ganzen ein hoher Proteïnstoff- resp. Stickstoffgehalt der Pflanzentheile mit einem bedeutenden Phosphorsäuregehalt derselben Hand in Hand geht. Der Fürst zu Salm-Horstmar[4]) zeigte bereits, dass die Phosphorsäure namentlich in Beziehung zu der Fruchtbildung

---

[1]) Vergl. E. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 5, pag. 856 und Bd. 7, pag. 438.

[2]) Vergl. Ritthausen, Die Eiweisskörper etc. pag. 204.

[3]) Vergl. W. Mayer, Annalen der Chemie und Pharm. Bd. 101. pag. 152.

[4]) Vergl. Salm-Horstmar, Versuche und Resultate über die Nahrung der Pflanzen. Braunschweig, 1856.

der Pflanzen stehe. Arendt[1]) fand bei der Ausführung seiner bedeutungsvollen Untersuchungen über das Wachsthum der Haferpflanze, dass die Aehren bei der Reife fortdauernd reicher an Phosphorsäure werden, und nach Kraus[2]) wandern sowol Proteïnstoffe als auch Phosphorsäure aus den im Herbst absterbenden Blättern in reichlichen Quantitäten aus, während sie in den sommerdürren Blättern im Gegensatz zu anderen Körpern (Kali und Amylum) zurückbleiben. Alle diese Thatsachen zwingen aber noch keineswegs zu der Annahme, dass sich die Phosphorsäure chemisch mit den Proteïnstoffen zu verbinden vermag; sie weisen nur darauf hin, dass zwischen jener Säure und den Eiweisskörpern irgend welche Relationen bestehen, und es scheint in der That, dass die Phosphorsäure bei der Entstehung oder Wanderung der Proteïnstoffe in der Pflanze irgend eine wichtige Rolle zu spielen hat, weshalb sich die Gewächse bei Abwesenheit der Phosphorsäure nicht normal entwickeln können.

3. Das Silicium. Dem Silicium begegnet man in Verbindung mit Sauerstoff in allen Pflanzenaschen. Insbesondere sind aber die Aschen der Vegetationsorgane der Gewächse (Stengel und Blätter) reich an Kieselsäure. Mit dem Alter der Pflanzentheile wächst im Allgemeinen ihr Kieselsäuregehalt; derselbe erreicht sein Maximum, wenn die Zellen aufgehört haben zu wachsen. Die Repräsentanten gewisser Pflanzengruppen (Gramineen, Equisetaceen, Diatomeen etc.) sind besonders kieselsäurereich, und zwar lässt sich in diesen Fällen die Thatsache besonders leicht constatiren, dass die Kieselsäure der Substanz der Cellulosemembranen der Zellen eingelagert ist.

Die Pflanzenwurzeln können die Kieselsäure in Verbindung mit Wasser als lösliches Kieselsäurehydrat aufnehmen. Ebenso mögen lösliche kieselsaure Salze in den Organismus übergehen.[3])

Früher hielt man das Silicium für einen unentbehrlichen Pflanzennährstoff. Die Kieselsäure sollte die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Stammgebilde der Pflanzen bedingen, und man glaubte z. B. die Ursache der Erscheinung des Lagerns des Getreides auf eine ungenügende Kieselsäureaufnahme seitens der Pflanzen zurückführen zu dürfen. Heute wissen wir, dass dem Lagern ganz andere Ursachen zu Grunde liegen, dass Etiolirungsphänomene dasselbe bedingen, die mit dem Kieselsäuregehalt der Pflanzenzellen gar nichts zu thun haben. Ferner will ich hier betonen, dass nicht die steifen Halme der Getreidearten, sondern gerade die Blätter am meisten Kieselsäure enthalten. Ich fand z. B. in Roggenblättern 7,05 % Asche (auf die Trockensubstanz der Blätter bezogen). Die Roggenhalme enthielten 3,85 % Asche. In der Asche der Blätter

[1]) Vergl. Arendt, Haferpflanze. pag. 194.

[2]) Vergl. Kraus, Botan. Zeitung. 1873, Nr. 26.

[3]) Bemerkt sei, dass sich die Humussubstanzen des Bodens bei der Ueberführung der Kieselsäure in die Pflanzen zu betheiligen scheinen. Vergl. A. Mayer, Lehrbuch der Agriculturchemie. 2. Auflage. Bd. 1. pag. 252.

waren 71,10 % Kieselsäure, in derjenigen der Stengeltheile aber 44,12 % vorhanden. Die Trockensubstanz der Blätter enthielt demnach 5,01 %, diejenige der Halme aber 1,70 % Kieselsäure.

Von besonderer Bedeutung ist hier aber die Thatsache, dass es z. B. Sachs[1]) gelungen ist, Maispflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur ohne künstliche Zufuhr von Kieselsäure zu durchaus normaler Entwicklung zu bringen.

Ebenso ist es Höhnel[2]) gelungen, die im normalen Zustande sehr aschen- und kieselsäurereichen Früchte von *Lithospermum arvense* unter Beihülfe einer durchaus kieselsäurefreien Nährstofflösung zur Entwicklung zu bringen. Die mangelnde Kieselsäure wird dabei in den Früchten zum Theil durch kohlensauren Kalk, zum Theil durch organische Stoffe ersetzt, und die Möglichkeit der Vertretbarkeit der Kieselsäure durch Kalkcarbonat ist auch noch insofern von Interesse, als dieselbe es unwahrscheinlich macht, dass das Silicium, wie einige Forscher meinen, in den Zellmembranen in chemischer Verbindung mit der Cellulose vorhanden ist. Es ist dagegen wol als sicher anzusehen, dass Kieselsäure als solche in den Zellhäuten abgelagert wird.

Wir gelangen somit zu dem Ergebnisse, dass die höheren Pflanzen das Silicium zur normalen Entwicklung entbehren können. Ob die Equisetaceen sich analog verhalten, ist noch fraglich. Uebrigens will ich bemerken, dass dem Silicium eine gewisse Nützlichkeit für die Vegetation unter Umständen nicht abgesprochen werden darf. Stark verkieselte Membranen werden z. B. dem Eindringen der Mycelienfäden von Pilzen, welche die Pflanzen schädigen, einen grösseren Widerstand als schwach oder gar nicht verkieselte entgegenstellen können.[3])

4. Das Chlor. Das Chlor, welches sehr constant, wenngleich nicht in bedeutenden Mengen in den Pflanzenaschen angetroffen wird, scheinen viele höhere Pflanzen völlig entbehren zu können. Dagegen hält Nobbe[4]) das Chlor für einen unentbehrlichen Nährstoff der Buchweizenpflanze. Bei Abwesenheit des Chlors entwickelt sich dieselbe kümmerlich; die Blätter nehmen einen fleischigen Charakter an, und die in Folge des Assimilationsprozesses producirte Stärke häuft sich in grosser Menge in den Blattzellen an. Aus Nobbe's Beobachtungsresultaten scheint hervorzugehen, dass das Chlor eine Bedeutung für die Translocation des Amylum besitzt, und dass die Leitung der Stärke aus den Blättern der Buchweizenpflanze in anderweitige Organe derselben bei Chlormangel nicht normal zu Stande kommen kann. Somit würde sich auch die Thatsache in einfacher Weise erklären, dass in chlorfreien Lösungen erwachsene Buchweizenpflanzen fast

---

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 151.

[2]) Vergl. Höhnel in wissenschaftl.-praktischen Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgegeben von Fr. Haberlandt. Bd. 2. pag. 160.

[3]) Vergl. Knop, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 221.

[4]) Vergl. Nobbe, Versuchsstationen. Bd. 7, pag. 371 und Bd. 13, pag. 396.

immer „taube" Früchte liefern. In Berührung mit chlorhaltigen Nährstofflösungen entwickelten sich Nobbe's Buchweizenpflanzen hingegen ganz vortrefflich und producirten normal ausgebildete Früchte.

Knop[1]) hat dagegen Buchweizenpflanzen in völlig chlorfreien Lösungen zu üppiger Entwicklung gebracht und unter den erwähnten Umständen normal fructificirende Pflanzen erhalten. Angesichts dieser verschiedenen Beobachtungsresultate ist es heute noch nicht möglich, sich mit aller Bestimmtheit über die physiologischen Functionen des Chlors im vegetabilischen Organismus auszusprechen. Wahrscheinlich dürfte aber sein, wie das auch schon von A. Mayer betont worden, dass das Chlor in der That unter Umständen für den Prozess der Wanderung des Amylum in der Pflanze eine Bedeutung besitzt, während die Translocation der Stärke in vielen Fällen (im Organismus mancher Gewächse oder selbst in den Buchweizenpflanzen, wenn die Nährstofflösung, welche denselben zur Disposition steht, eine gewisse Zusammensetzung besitzt) ebenso bei Ausschluss des Chlors normal erfolgen kann.

Das Chlor kann somit zu den unter bestimmten Verhältnissen nützlich wirkenden Pflanzennährstoffen gezählt werden, und zwar scheint das Chlor namentlich in Verbindung mit Kalium als Chlorkalium unter Umständen vortheilhaft auf die Vegetation einzuwirken. Wenn Chlorkalium, Chlornatrium, Chlorcalcium oder Chlormagnesium (namentlich aber die beiden zuletzt genannten Chloride) den Pflanzen in erheblichen Quantitäten zugeführt werden, so üben sie übrigens (vielleicht in Folge der Entstehung von Salzsäure) stets einen nachtheiligen Einfluss auf die Vegetation aus.[2])

5. Das Kalium. Dieses Element, welches von den Pflanzenwurzeln in Verbindung mit Salpetersäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Kieselsäure, Kohlensäure[3]) oder Chlor aufgenommen werden kann, gehört nachgewiesenermaassen zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen. So hat sich noch neuerdings durch Nobbe's[4]) Untersuchungen ergeben, dass sich die Pflanzen im höchsten Grade kümmerlich entwickeln, wenn ihnen in der Nährstofflösung kein Kalium zur Disposition gestellt wird, und es ist dem genannten Beobachter auch bis zu einem bestimmten Grade gelungen, Aufschluss über die Ursache dieser Erscheinung, resp. über die physiologische Function des Kaliums im pflanzlichen Organismus zu erhalten. Bei Abwesenheit des Kaliums unterbleibt nämlich die Amylumbildung in den Chlorophyllkörnern der Gewächse, womit selbstverständlich der gesammte Ernährungsprozess der Pflanzen gestört ist. Wenn das Kalium einerseits eine Bedeutung für die Neubildung des Amylum besitzt, so scheint das-

[1]) Vergl. Knop, Kreislauf des Stoffs. Bd. 1. pag. 615.

[2]) Man vergl. übrigens A. Mayer, Lehrbuch der Agriculturchemie. Bd. 1. pag. 256.

[3]) Grössere Mengen von kohlensaurem Kali sind den Pflanzen, weil sie den Säften derselben eine alkalische Reaction ertheilen, durchaus nachtheilig.

[4]) Vergl. Nobbe, Versuchsstationen. Bd. 13. pag. 321.

selbe andererseits ebenso von Wichtigkeit für die Translocation der Kohlehydrate zu sein. Denn gerade diejenigen Pflanzentheile (Kartoffelknollen, Rübenwurzeln etc.), welche reichliche Stärke oder Zuckermengen enthalten, in denen also diese Körper nach erfolgter Translocation in erheblichen Quantitäten abgelagert werden, enthalten ebenfalls viel Kalium. Ebenso wandern aus den sommerdürren Blättern Amylum und Kali gemeinschaftlich aus, während Proteïnstoffe neben Phosphorsäure in denselben verbleiben. Ich will noch bemerken, dass nach Nobbe das Chlorkalium diejenige Verbindungsform des Kaliums darstellt, welche die Translocation der Stärke am meisten begünstigt. Dem Chlorkalium am nächsten steht das salpetersaure Kali; weniger günstig wirken anderweitige Kaliumverbindungen auf den Verlauf der erwähnten Prozesse im vegetabilischen Organismus ein.[1])

6. Das Natrium. Das Natrium ist in der Natur weit verbreitet. Trotzdem ist der Natriumgehalt der Pflanzenaschen in der Mehrzahl der Fälle ein viel geringerer als der Kaliumgehalt derselben. Das Natrium häuft sich auch nicht, wie z. B. Kalium oder Phosphor, in besonderen Pflanzentheilen erheblich an. Durch Culturversuche ist für viele höhere Pflanzen der experimentelle Nachweis geliefert worden, dass dieselben bei Abwesenheit des Natriums zu durchaus normaler Entwicklung gelangen können. Ob gewisse Gewächse, z. B. die *Salsola*- oder *Salicornia*-Species, das Natrium völlig entbehren können, ist fraglich.

7. Das Calcium. Dieses Element gehört wieder zu der Gruppe der unentbehrlichen Pflanzennährstoffe. Bei Abwesenheit einer Calciumverbindung scheint namentlich die Entwicklung der Stengel- sowie Blattorgane der Gewächse behindert zu werden. Dieser Umstand in Verbindung mit dem anderen, dass namentlich die Aschen der erwähnten Pflanzentheile calciumreich sind, während die Wurzeln, Knollen und Samen wenig Calcium enthalten, berechtigt wohl zu der Annahme, dass das in Rede stehende Element eine besondere Bedeutung für die Entwicklung der oberirdischen Vegetationsorgane der Pflanzen besitzt. Genaueres ist aber über die physiologische Function des Calciums nicht bekannt.[2])

Die Pflanzenwurzeln sind im Stande, kohlensauren, salpetersauren, schwefelsauren oder phosphorsauren Kalk aufzunehmen. Diese Kalksalze, welche besonders den Uebergang anorganischer Säuren in den Organismus vermitteln, werden in der Pflanze häufig durch organische Säuren zersetzt. Der oxalsaure Kalk ist z. B. als ein beachtenswerthes Produkt solcher Reactionen anzusehen. Kohlensaurer Kalk kann übrigens, wie der oxalsaure Kalk, in den Pflanzenzellen in fester Form (z. B. in den Cystolithen) abgelagert werden. Aus den Kalkdrüsen am Blattrande vieler *Saxifraga*-

---

[1]) Dies, ist wie Nobbe fand, selbst der Fall, wenn Chlor, allerdings nicht in Verbindung mit Kalium, sondern mit Calcium, zugegen ist.

[2]) Vergl. Böhm, Botan. Zeitung. 1875. pag. 373.

Arten wird eine Lösung von doppeltkohlensaurem Kalk in Wasser abgeschieden.

8. Das Magnesium. Ohne die Gegenwart des Magnesiums kann es keine höhere Pflanze zu einer einigermaassen üppigen Entwicklung bringen.[1]) Da zumal solche Pflanzentheile, welche reichliche Proteïnstoffmengen enthalten, gleichzeitig relativ reich an Magnesium sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass den Verbindungen dieses Elements eine Bedeutung für die Prozesse der Entstehung oder Translocation der Eiweisskörper zukommt.

9. Das Eisen. Das Eisen gehört zu den unentbehrlichen Pflanzennährstoffen, obgleich sich dasselbe nur in kleinen Quantitäten in den Pflanzenaschen vorfindet. Wenn man höhere Pflanzen mit Hülfe der Methode der Wassercultur erzieht, ohne der Nährstofflösung Eisensalze hinzuzufügen, so entwickeln sich die aus den Samen hervorgehenden jungen Untersuchungsobjecte zunächst noch ganz normal, weil ihnen das Eisen der Samen zur Disposition steht. Später treten dann Symptome von Krankheitserscheinungen auf.[2]) Die oberirdischen Pflanzentheile nehmen nämlich ihre normale grüne Färbung nicht an. Sie gehen in den icterischen und chlorotischen Zusand über.[3]) Bei mikroskopischer Untersuchung der längere Zeit bei Eisenmangel erwachsenen weisslich gefärbten Pflanzentheile ergiebt sich, dass in den Zellen derselben farbloses Protoplasma vorhanden ist, dass aber die Chlorophyllkörner nicht ausgebildet sind. Bietet man den Pflanzen Eisen zur Aufnahme dar, indem man die Wurzeln mit Eisensalzen in Berührung bringt, oder die Blätter äusserlich mit Lösungen von Eisensalzen bestreicht, so zeigt sich, dass sich alsbald normale, grün gefärbte Chlorophyllkörner in den Zellen der Stengel und Blätter ausbilden. Es ist zwar noch nicht nachgewiesen, ob das Eisen als ein wesentlicher Bestandtheil des Chlorophyllfarbstoffes angesehen werden muss, aber dennoch darf mit aller Bestimmtheit behauptet werden, dass das Eisen für die normale Ausbildung der Chlorophyllkörner absolut unentbehrlich erscheint. Die Gewächse können sich bei Eisenmangel durchaus nicht freudig entwickeln, denn wenn das Assimilationsorgan nicht zu fungiren im Stande ist, so muss es ja an den für das Wachsthum erforderlichen plastischen Stoffen fehlen.

Aus den vorstehenden Darstellungen geht unzweifelhaft hervor, dass für die höheren Gewächse Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium

---

[1]) Man vergl. z. B. die Angaben von Stohmann, Annalen der Chem. und Pharm. Bd. 121. pag. 337.

[2]) Man vergl. über das Folgende: A. Gris, Annal. d. sc. nat. 1857. T. 7, pag. 201; Salm-Horstmar, Versuche und Resultate etc., 1856; Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 144.

[3]) Wohl zu unterscheiden von Icterus und Chlorosis ist das Etiolement der Gewächse. Jene Krankheitserscheinungen werden durch Eisenmangel, diese durch Lichtmangel verursacht.

und Eisen als unentbehrliche Nährstoffe angesehen werden müssen. Silicium sowie Chlor können dagegen als unter Umständen nützliche Nährstoffe betrachtet werden. Das Natrium ist entbehrlich. Ich möchte nun aber mit besonderem Nachdruck betonen, dass es durchaus geboten erscheint, sich vor einer zu schnellen Verallgemeinerung des Gesagten zu hüten. Das Eisen z. B. ist zweifelsohne für chlorophyllfreie Parasiten oder Saprophyten von keiner Bedeutung. Ebenso fragt es sich, ob z. B. das Silicium, welches im Grossen und Ganzen nur als nützlicher Nährstoff betrachtet werden kann, nicht etwa für die Equisetaceen unentbehrlich ist. Es fragt sich auch, ob verschiedene Aschenbestandtheile, die, wie z. B. das Aluminium oder Brom, zwar im Allgemeinen keine Bedeutung für die Pflanzenernährung besitzen, nicht vielleicht im Organismus bestimmter Gewächse sehr wichtige physiologische Functionen zu erfüllen haben.

Das charakteristische Merkmal der Unentbehrlichkeit eines Nährstoffs für eine Pflanze bleibt aber immer dieses, dass dieselbe sich bei Abwesenheit des nothwendigen Stoffs stets mehr oder minder kümmerlich entwickelt, eine Erscheinung, die sich selbst dann geltend macht, wenn alle sonstigen Vegetationsbedingungen in durchaus normaler Weise gegeben sind. Ebenso kann ein Gewächs keineswegs zu völliger Ausbildung gelangen, wenn dasselbe nicht im Stande ist, hinreichende Quantitäten der erforderlichen Nährstoffe aufzunehmen. Die schärfere Berücksichtigung dieser Erfahrung hat namentlich Liebig[1]) zur Aufstellung des Gesetzes des Minimums geführt, wonach die Productionsgrösse einer Pflanze sich richtet nach der Menge desjenigen unentbehrlichen Nährstoffs, welcher ihr in geringster Quantität zur Disposition steht. Wenn einer Pflanze z. B. überreichliche Mengen fast aller Nährstoffe zur Disposition stehen, und nur das Kalium in beschränkter Quantität zugegen ist, so kann die Production dennoch nur nach Maassgabe der kleinen Menge des vorhandenen, unentbehrlichen Kaliums erfolgen.[2]) Jenes Gesetz des Minimums hat übrigens nicht nur mit Bezug auf die Pflanzennährstoffe, sondern überhaupt mit Bezug auf alle erforderlichen Lebensbedingungen der Pflanzen Gültigkeit.

Den höheren Pflanzen verhalten sich mit Bezug auf ihr Mineralstoffbedürfniss die niederen pflanzlichen Organismen in vieler Hinsicht ganz analog. So ist z. B. zu vermuthen, dass viele Algen sich gewiss nur dann normal entwickeln können, wenn ihnen dieselben Elemente wie den höheren Gewächsen in genügenden Quantitäten dargeboten werden. Mit Bezug auf den Mineralstoffbedarf einiger niederer Pflanzen, z. B. der Hefezellen, liegen genauere Beobachtungen vor.[3]) Es ist nämlich nachgewiesen, dass der *Sacharomyces cerevisiae* des Phosphors, eines Alkalimetalls sowie eines

[1]) Vergl. Liebig, Grundsätze der Agriculturchemie, 1855. In anderen Schriften behandelt Liebig das hier in Rede stehende Verhältniss ebenfalls.

[2]) Vergl. die interessanten Untersuchungen Hellriegels, Versuchsstationen. Bd. 11. pag. 136.

[3]) Vergl. über das Folgende A. Mayer, Gährungschemie. pag. 121.

Metalls der alkalischen Erden nothwendig in bedeutenden Mengen zur normalen Entwicklung bedarf. Ebenso ist der Schwefel gewiss als ein unentbehrlicher Nährstoff jenes Pilzes anzusehen. Silicium, Chlor, Natrium und Eisen sind für die Entwicklung des Pilzes nicht nothwendig. Einige niedere Organismen (*Beggiatoa*-Arten) besitzen das Vermögen, die schwefelhaltigen Verbindungen, welche sie aufgenommen haben, unter Bildung von Schwefelwasserstoff und freiem Schwefel (der letztere scheidet sich in Körnchen in den Zellen ab) zu zersetzen.

§ 14. Die Vertretbarkeit der Aschenbestandtheile. Es ist ganz verzeihlich, dass man früher, als man noch nicht eingehender über die Unentbehrlichkeit einzelner Aschenbestandtheile orientirt war, die Ansicht von einer weitgehenden Vertretbarkeit der Mineralstoffe im pflanzlichen Organismus aufstellte. Man konnte sich vorstellen, dass eine Pflanze normal zur Entwicklung gelangte, wenn ihr kein Kalium, dafür aber vielleicht neben anderen Stoffen recht viel Natrium, oder vielleicht kein Calcium, aber eine reichliche Magnesiummenge zur Disposition gestellt würde. Diese Anschauungen von einer weitgehenden und ganz allgemeinen Vertretbarkeit der Nährstoffe, die man namentlich für nahe mit einander verwandte Elemente in Anspruch nahm, musste selbstverständlich sofort aufgegeben werden, als die Ernährungsphysiologie weitere Fortschritte machte, als sich zeigte, dass die Pflanzen ohne die Gegenwart ganz bestimmter Stoffe nicht zur Entwicklung gelangen können. In der That haben alle bezüglichen Untersuchungen mit höheren Pflanzen zu dem Resultat geführt, dass keiner der als unentbehrlich zu bezeichnenden Pflanzennährstoffe durch andere Körper zu ersetzen ist. So kann das Kalium weder durch Natrium noch Lithium, das Eisen nicht durch Mangan vertreten werden. Ebenso wissen wir heute, dass diejenige Quantität eines Pflanzennährstoffes, welche für die normale Ausbildung eines höheren Gewächses absolut nothwendig ist, keineswegs theilweise durch andere Körper ersetzt werden kann.[1])

Dagegen scheint der Vertretbarkeit eines nicht als unentbehrlich, sondern nur als nützlich zu bezeichnenden Nährstoffes durch andere Körper nichts im Wege zu stehen, und ich brauche hier zur Begründung des Gesagten nur auf unsere Erörterungen über die Bedeutung des Chlors sowie des Siliciums für die Pflanzen hinzuweisen.

Ebenso ist noch zu erwähnen, dass nach den Untersuchungen von Nägeli[2]) bei Schimmel-, Spross- und Spaltpilzen in der That eine weitgehende Vertretbarkeit gewisser Aschenbestandtheile möglich ist. Bei der Ernährung dieser Organismen können sich nämlich Calcium, Magnesium und Strontium und ebenso Kalium sowie Rubidium gegenseitig vertreten. Das Kalium kann aber nicht durch ein Metall der alkalischen Erden ersetzt werden.

[1]) Man vergl. E. Wolff, Festschrift zum 50jährigen Jubiläum d. Akadem. Hohenheim, 1868 und Nobbe, Versuchsstationen, Bd. 13, pag. 321.

[2]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. bayr. Akadem. d. Wissensch. 1879. pag. 340.

Viertes Kapitel.

Die organischen Verbindungen als Pflanzennahrungsmittel.

§ 15. Die chlorophyllhaltigen Gewächse. Es unterliegt heute zwar keinem Zweifel mehr, dass sehr viele grüne Pflanzen eine durchaus normale Entwicklung erfahren können, wenn ihnen ausschliesslich anorganische Stoffe als Nahrungsmittel zur Disposition gestellt werden. Die Wasserculturversuche haben gezeigt, dass viele Pflanzen üppig entwickelte Vegetationsorgane, normal gebaute Blüthen, sowie reichliche Mengen keimfähiger Samen produciren, wenn ihnen neben der Kohlensäure der Luft und dem Wasser hinreichende Quantitäten einiger anorganischer Salze zur Verfügung stehen. Bei alledem ist es klar, dass die Wurzeln der Gewächse, wenn dieselben sich in der Natur in einem an organischen Stoffen mehr oder minder reichen Boden ausbilden, eben mit diesen organischen Stoffen in Berührung gelangen, und man ist berechtigt, die Frage aufzuwerfen, ob diese Verbindungen, obgleich viele Pflanzen ohne dieselben durchaus normal gedeihen, nicht dennoch von der Vegetation verwerthet werden können.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass verschiedene stickstoffhaltige organische Stoffe höchst wahrscheinlich als solche im Organismus bei der Bildung von Proteïnstoffen Verwendung finden. Ebenso ist es durchaus nicht unmöglich, dass grüne Pflanzen, die allerdings bei Abwesenheit organischer Bodenbestandtheile gedeihen können, dennoch unter Umständen stickstofffreie organische Stoffe aufnehmen und verarbeiten.

Früher hat man den Humus bekanntlich als ein mehr oder minder wichtiges Pflanzennahrungsmittel angesehen. Zwar habe ich nachgewiesen,[1] dass ein Hauptbestandtheil des Humus, die Huminsäure nämlich, nicht als solche in die Pflanzenzellen eintreten kann, aber es ist keineswegs ausgeschlossen, dass anderweitige organische Bodenbestandtheile sich nicht in derselben Weise verhalten. Uebrigens liegt ja die Möglichkeit vor, dass die Pflanzenwurzeln chemisch verändernd auf organische Körper des Bodens, die als solche nicht von denselben aufgenommen werden können, einwirken und zur Entstehung aufnehmbarer und im Organismus verwerthbarer Substanzen Veranlassung geben. Es wird im dritten Hauptabschnitt der specielle Nachweis geführt werden, dass den Embryonen vieler Samen die Fähigkeit zukommt, die organischen Reservestoffe des Endosperm (Amylum, Zellstoff etc.) aufzulösen. Das Studium dieser Vorgänge ist insofern für die Beurtheilung der hier berührten Fragen von Wichtigkeit, als sich dabei ergeben hat, dass jene Auflösungsprozesse unter Vermittelung von Fermenten zu Stande kommen und zur Entstehung organischer Stoffe Veranlassung geben, die für die Zwecke des Wachsthums des Embryo verwerthet werden. Man wird daher schliessen dürfen, dass ebenso die entwickelte Pflanze unter Umständen Fermente erzeugt, welche modificirend auf organische

[1]) Vergl. Detmer, Versuchsstationen. Bd. 14. pag. 294.

Bodenconstituenten einwirken und die Ueberführung derselben in den vegetabilischen Organismus bedingen.

Für eine gewisse, wenngleich nicht sehr grosse Anzahl grüner Pflanzen ist es im höchsten Grade wahrscheinlich oder gar gewiss, dass sie normalerweise auf die Aufnahme und Verarbeitung gewisser Mengen organischer Stoffe angewiesen sind.

1. Zunächst erinnere ich an solche Pflanzen, die, wie die *Erica-, Calluna-, Rhododendron-* oder *Vaccinium*-Arten auf mehr oder minder humusreichem Boden vegetiren. Ob sie der organischen Stoffe absolut nothwendig zur normalen Entwicklung bedürfen, ist allerdings fraglich.

2. Ein ganz besonderes physiologisches Interesse beanspruchen die fleischverdauenden oder insektenfressenden Pflanzen. Die vielfältigen Untersuchungen, welche neuerdings über dieselben angestellt worden sind,[1]) haben namentlich ergeben, dass diese Gewächse, trotzdem sie chlorophyllhaltig sind, die Fähigkeit besitzen, mit Hülfe gewisser, zum Theil äusserst complicirter Vorrichtungen organisches Material von aussen aufzunehmen und für die Zwecke ihrer Entwicklung zu verwerthen. Man kann bei der Anstellung geeigneter Versuche leicht constatiren, dass die von den fleischverdauenden Pflanzen abgesonderten Secrete im Stande sind, Eiweissstoffe zu verdauen, und in der Natur verwerthen die in Rede stehenden Gewächse die Eiweissstoffe der von ihnen gefangenen Thiere (zumal der Insekten) für ihre Ernährung.

Zu den insektenfressenden Pflanzen gehören namentlich die Arten der Gattungen *Drosera, Pinguicula, Dionaea, Nepenthes, Saracenia, Darlingtonia, Aldrovanda, Utricularia.* Diese Gewächse besitzen einerseits Einrichtungen, durch welche sie die Insekten anzulocken vermögen. Zweitens sind sie mit Fangapparaten ausgestattet, und drittens sondern sie Secrete ab, welche dazu bestimmt sind, gewisse Stoffe der gefangenen Thiere aufzulösen und aufnehmbar zu machen.

Wenn ich nun im Folgenden in aller Kürze auf die Ergebnisse eingehe, zu denen man bei den sehr ausgedehnten Untersuchungen über das Verhalten der insektenfressenden Pflanzen mit Rücksicht auf die drei soeben erwähnten Verhältnisse gelangt ist, so sei zunächst bemerkt, dass die Thiere in manchen Fällen durch Farbenpracht bestimmter Theile der Fangapparate der fleischfressenden Gewächse und durch das Vorhandensein von Honigsaft angelockt werden. So ist os z. B. bei *Nepenthes*-Arten.

Die Fangapparate der insektenfressenden Pflanzen sind äusserst mannigfaltiger Natur. Bei *Nepenthes* stellen dieselben krug- oder kannenartige Gebilde (eigenthümlich metamorphosirte Blätter) dar, welche im oberen Theil auf ihrer Innenseite mit einem Wachsüberzug versehen sind, so dass die

[1]) Ausführliche Untersuchungen über die Lebensweise der insektenfressenden Pflanzen stellte namentlich Darwin (Insektenfressende Pflanzen, 1876) an. Genaue Zusammenstellungen betreffs der Literatur über unseren Gegenstand findet man auch bei Drude in Schenk's Handbuch d. Botanik. Bd. 1.

an die Mündung der Kannen gelangten Thiere alsbald ausgleiten und in den unteren Theil der Kannen fallen. Die Köpfchen der Drüsenhaare von *Drosera* sondern eine Flüssigkeit ab, welche unter Anderem einen Klebstoff enthält, durch dessen Vorhandensein die mit dem Secret in Berührung gelangten Insekten festgehalten werden. Zur Sicherung des Fanges führen die Tentakeln der *Drosera*-Blätter überdies noch besondere Bewegungen aus, von denen im 30. Paragraphen des zweiten Theils dieses Buches die Rede sein wird. Die Blätter von *Dionaea muscipula* führen ganz eigenthümliche Schliessungsbewegungen aus, wenn die reizbaren Haare derselben berührt werden, wenn also z. B. Insekten mit den Haaren in Contact gelangen.

Das Secret, welches von den fleischverdauenden Pflanzen abgesondert wird, um gewisse Stoffe der gefangenen Thiere zur Verdauung zu bringen, enthält im activen Zustande stets Pepsin sowie eine Säure (eine organische Säure). Das Secret ist also dem Magensaft der Thiere sehr ähnlich. Es ist in erster Linie dazu bestimmt, die Eiweissstoffe der Thiere zu peptonisiren und damit in einen aufnehmbaren Zustand überzuführen, während z. B. die Chitinmassen der Insekten nicht angegriffen werden können. Die in den Kannen der *Nepenthes*-Arten in reichlicher Menge vorhandene Flüssigkeit enthält schon ohne äusseren Anstoss das Ferment. Die zur Wirksamkeit dieses Fermentes nothwendige Säure wird aber nur in Folge chemischer Reizung der secernirenden Drüsen (durch Reizung derselben mit Eiweissstoffen) abgeschieden. Eine mechanische Reizung der Drüsen durch Glas oder andere Körper ruft die Säureabsonderung nicht hervor.[1]) Bei *Dionaea* sondern die Drüsen das Pepsin sowie die Säuren überhaupt erst ab, wenn sie gereizt worden sind.

Wenn man den Blättern von *Drosera* oder *Dionaea* Eiweiss zur Verfügung stellt, so wird dasselbe aufgelöst, und die gebildeten Peptone gelangen, ohne dass ein fester Rückstand auf den Blättern zurückbleibt, zur Resorption. Danach ist es schon sehr wahrscheinlich, dass die verdauten und resorbirten Eiweissstoffe auch für die Ernährung der insektenfressenden Pflanzen von Bedeutung sind, eine Anschauung, die ebenso aus allgemeinen Gründen als eine durchaus berechtigte aufzufassen ist. Wenn den Pflanzen nämlich das Insektenfangen von keinem Nutzen wäre, so liesse sich die Thatsache, dass sich viele Gewächse im Kampfe ums Dasein so überaus complicirte Einrichtungen zum Fangen von Thieren erworben haben, gar nicht verstehen. Zwar können einige der hier in Rede stehenden Gewächse nach Schenk ohne Fleischnahrung existiren; indessen Fr. Darwin[2]) und Reess[3]) haben andererseits experimentell den Nutzen festgestellt, welcher das Insektenfangen manchen Pflanzen gewährt.[4])

---

[1]) Vergl. Gorup-Besanez und Will, Bericht der deutschen chem. Gesellschaft. 1876, pag. 673.

[2]) Vergl. Fr. Darwin, Naturforscher. 1879.

[3]) Vergl. Reess, Botan. Zeitg. 1878. No. 14.

[4]) Die entgegenstehenden Angaben von Regel (vergl. Gartenflora, 1879) scheinen mir nicht beweiskräftig zu sein.

3. Die chlorophyllhaltigen Saprophyten nehmen gewisse Mengen organischer Stoffe aus dem Boden auf, aber sie sind daneben im Stande zu assimiliren. Die *Neottia nidus avis* zeigt, wie Wiesner fand, worauf bereits früher hingewiesen, einen geringen Chlorophyllgehalt und vermag nach Drude in der That schwach zu assimiliren. Die Hauptmasse der organischen Stoffe nimmt sie auf jeden Fall aus dem humusreichen Boden auf, in welchem sich das mit dicken Wurzeln besetzte Rhizom entwickelt. Das chlorophyllfreie, aus sehr kleinen Samen hervorgehende Rhizom von *Corallorhiza innata* entwickelt sich im Boden unter Aufnahme organischer Stoffe bis zu bedeutender Grösse.[1]) Der blüthentragende Stengel, der wenig Chlorophyll führt, kommt erst später zur Ausbildung.

4. Die grünen Parasiten scheinen im Allgemeinen recht viel Chlorophyll zu enthalten und daher beträchtliche Quantitäten organischer Stoffe selbst erzeugen zu können. Hierher gehören z. B. *Viscum album*, die *Thesium*-Arten, sowie viele Rhinanthaceen (*Euphrasia, Rhinanthus, Melampyrum*). Die Wurzeln von *Viscum* verbreiten sich im Holz, sowie zwischen dem Cambium und Bast der Aeste des Wirthes; die übrigen hier genannten Gewächse besitzen Wurzeln, deren Haustorien in die Wurzeln der Nährpflanzen eindringen.[2]) Um das Zustandekommen dieses letzteren Prozesses zu ermöglichen, werden vielleicht häufig fermentartig wirkende Körper erzeugt, welche die Auflösung gewisser Gewebepartien der Nährpflanze herbeiführen.

Besonders interessant sind auch die parasitischen Algen. Dieselben leben im Innern der Pflanzen, sind also Endophyten, und wenngleich sie im Stande sind, eine nicht unerhebliche Menge organischer Substanz in Folge ihres Chlorophyllgehaltes selbst zu erzeugen, so ernähren sie sich andererseits doch zum Theil auf Kosten der Zellenbestandtheile ihres Wirthes. In der Weise, wie es soeben angedeutet worden ist, lebt z. B. nach den Untersuchungen von Just[3]) *Phyllosiphon Arisari* in den Blättern von *Arisarum vulgare*.

Wohl zu unterscheiden von solchen Algen, welche ihrem Wirth bestimmte Stoffe für den Zweck ihrer Ernährung entziehen, sind andere, die nur in das Innere bestimmter Gewächse eindringen, um einen geeigneten Aufenthaltsort zu gewinnen (Raumparasiten). Es sind bereits verschiedene Algen bekannt, die im Innern von Muscineen, *Azolla*-, *Lemna*-Arten sowie im Innern anderer Gewächse vegetiren, ohne ihren Wirthen irgend welchen Schaden zuzufügen.[4])

---

[1]) Vergl. Reinke, Flora. 1873. pag. 179.

[2]) Vergl. Solms-Laubach, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 6. pag. 509. Bemerkt sei noch, dass die chlorophyllarmen Orobanchen parasitisch auf den Wurzeln anderer Pflanzen leben, indem die Stengelbasis und die Adventivwurzeln des Schmarotzers in dieselben eindringen.

[3]) Vergl. Just, Botan. Zeitung. 1882. pag. 33.

[4]) Vergl. Klebs, Botan. Zeitung. 1881. pag. 313.

§ 16. Die chlorophyllfreien Gewächse. Viele Pflanzen enthalten gar kein Chlorophyll und sind daher auf die Aufnahme organischer Stoffe von aussen durchaus angewiesen. Ich werde erst im dritten Abschnitte diejenigen Prozesse näher berühren, welche bei der Verarbeitung der organischen Stoffe im Organismus zur Geltung kommen; hier genügt es zu betonen, dass chlorophyllfreie Gewächse auf Kosten organischer Nahrungsmittel leben.

Viele Schizomyceten verwerthen unter Erregung von Fäulnisserscheinungen oder Gährungsphänomenen (Milchsäure- und Buttersäuregährung) stickstoffhaltige, resp. stickstofffreie organische Stoffe für die Zwecke ihrer Ernährung. Der Hefepilz entwickelt sich in einer Flüssigkeit, die neben anorganischen Salzen allein Zucker enthält, ganz normal und verwendet gewisse Atomgruppen des Zuckers für sein Wachsthum, während andere Atomgruppen desselben Kohlensäure und Alkohol liefern. *Empusa Muscae* lebt, nachdem der Pilz die Chitinhaut der Stubenfliege durchdrungen hat, auf Kosten der organischen Stoffe des Leibes jenes Insektes. Viele Pilze leben parasitisch auf grünen Pflanzen und ernähren sich auf Kosten der von diesen letzteren in Folge des Assimilationsprozesses gebildeten organischen Körper. Namentlich sind in dieser Hinsicht merkwürdig viele Repräsentanten aus den Abtheilungen der *Pyrenomyceten* und *Discomyceten*, welche bekanntlich in Verbindung mit Algen leben und mit diesen zusammen die Flechtenkörper darstellen. Viele Pilze ziehen endlich ihre Nahrung aus dem Humus unserer Wälder.

Als phanerogamer chlorophyllfreier Saprophyt ist zu nennen: *Epipogium Gmelini*, dessen wurzelloses Rhizom sich nach Reinke im humusreichen Boden ausbildet. *Monotropa Hypopitys*, welcher Pflanze nachgewiesenermaassen der normale grüne Chlorophyllfarbstoff fehlt, gehört ebenfalls zu den Saprophyten. Es ist sehr beachtenswerth, dass die Wurzeln dieser Pflanze nach den neuen Untersuchungen von Kamienski[1]) stets vollständig von dem Mycelium eines Pilzes umsponnen sind, und demnach dürfte dieser Pilz wol die Rolle eines Vermittlers bei der Nahrungsaufnahme der *Monotropa* spielen. Die *Lathraea squamaria* zieht mit Hülfe der Haustorien ihrer Wurzeln aus den Wurzeln anderer Gewächse Nahrung.[2]) Ebenso sind die *Cuscuta*-Arten als echte Parasiten anzusehen.

---

[1]) Vergl. Kamienski, Botan. Zeitung. 1881. pag. 461.

[2]) Vergl. Krause, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea squamaria*. Inaugural-Dissert. Breslau 1879.

Zweiter Abschnitt.

Die Molekularkräfte der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Allgemeines über die Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

§ 17. Die Anschauungen Nägeli's. — In dem Paragraphen über die Imbibitionsprozesse werde ich mich eingehender darüber aussprechen, worin das charakteristische Merkmal organisirter pflanzlicher Gebilde besteht. Hier sei nur dies bemerkt, dass die Stärkekörner, die Zellmembranen sowie die verschiedenen plasmatischen Gebilde (Krystalloïde, Zellkerne etc.) als solche organisirte Körper aufgefasst werden müssen. Die Frage nach der Molekularstructur derselben ist zunächst gefördert worden, als man damit begann, das Polarisationsmikroskop zur Erforschung ihres inneren Baues in Anwendung zu bringen. Derartiges ist bereits von Ehrenberg[1]) und H. v. Mohl[2]) geschehen, aber erst die Untersuchungen Nägelis haben zu Resultaten geführt, die von weittragender Bedeutung geworden sind, und ich stelle die folgenden Worte des zuletzt genannten Forschers an die Spitze unserer ferneren Erörterungen[3]):

„Die organisirten Substanzen bestehen aus krystallinischen, doppeltbrechenden (aus zahlreichen Atomen zusammengesetzten) Molekülen, die lose, aber in bestimmter, regelmässiger Anordnung neben einander liegen. Im befeuchteten Zustande ist, in Folge überwiegender Anziehung, jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; im trockenen Zustande berühren sie sich gegenseitig. In der organisirten Substanz ist demnach eine doppelte Cohäsion vorhanden; die eine verbindet die Atome zu Molekülen, in gleicher Weise wie dieselben sonst zusammentreten, um einen Krystall zu bilden; die andere vereinigt die Moleküle.[4])

---

[1]) Vergl. Ehrenberg, Berichte d. Verhandl. d. Berliner Akadem. 1849. pag. 55.

[2]) Vergl. H. v. Mohl, Botan. Zeitg. 1858. pag. 1.

[3]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. zu München. 1862. Bd. 1. pag. 311.

[4]) Es ist wol zu beachten, dass Nägeli's „Atome“ dem entsprechen, was wir heute als Moleküle bezeichnen. Nägeli's „Moleküle“ repräsentiren demnach in Wirklichkeit Aggregate von Molekülen.

Nägeli war bereits früher bei dem Studium der Molekularstructur organisirter Gebilde, speciell der Amylumkörner, zu der Ansicht gekommen, dass die Massentheilchen (Moleküle) derselben, nicht Kugelgestalt besitzen können.[1]) Die Moleküle hielt Nägeli vielmehr für polyëdrische Gebilde. Der genannte Forscher hat ferner mit Hülfe des Polarisationsmikroskops nachgewiesen, dass die Stärkekörner, Zellhäute, sowie die Krystalloide jene schönen Interferenzfarben hervortreten lassen, wie dieselben ebenfalls von optisch zweiaxigen Krystallen im polarisirten Licht hervorgerufen werden, und nun stand für Nägeli die Ansicht fest, dass den Molekülen der genannten vegetabilischen Gebilde die Natur von Krystallen zukäme.

Es ist bereits darauf hingewiesen worden, dass die Massentheilchen der organisirten Gebilde sich in Contact mit Wasser mit Flüssigkeitshüllen umgeben. Die pflanzlichen Gebilde imbibiren sich, wie man sagt, mit Wasser. Ferner ist aber von Interesse, dass z. B. ein mit Flüssigkeit imbibirtes Stärkekorn nicht als eine homogene Masse erscheint, sondern, wie weiter unten specieller gezeigt werden soll, das Vorhandensein von Schichtungserscheinungen deutlich erkennen lässt. Diese Thatsache hat Nägeli zu der Ansicht geführt, dass die verschiedenen Moleküle ein und desselben Stärkekorns nicht dieselbe Grösse, sondern verschiedene Dimensionen besitzen.[2])

§ 18. **Erweiterung und Umgestaltung der Anschauungen Nägeli's.** — Nägeli unterliess es, die Anschauungen, welche er sich über die Molekularstructur der Stärkekörner, Zellhäute und Krystalloide gebildet hatte, ebenso auf das Plasma zu übertragen. Dies ist zuerst von Sachs[3]) geschehen. Und in der That lässt sich die Vorstellung, dass die Substanz des Plasma, der Zellkerne sowie der plasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörper in Gestalt isolirter Moleküle (im Sinne Nägelis) vorhanden ist, die sich, selbst für Wasser undurchdringlich, bei dem Zustandekommen der Imbibition mit Wasserhüllen umgeben, sehr wol mit den bekannten Thatsachen in Einklang bringen. Zu bemerken ist übrigens, dass es bis jetzt noch nicht gelungen, mit Hülfe des Polarisationsmikroskops Aufschluss über die Molekularstruktur der hier erwähnten plasmatischen Gebilde zu erlangen, denn dieselben lassen im polarisirten Licht keine Interferenzfarben hervortreten.

Nach den Vorstellungen der modernen Chemie sind diejenigen Gebilde, welche Nägeli als Krystallmoleküle bezeichnet hat, als Aggregate von Molekülen anzusehen. Ein jedes dieser Aggregate besteht aus sehr vielen Stärke- oder Zellstoffmolekülen etc., und jedes dieser Moleküle ist

---

[1]) Vergl. Nägeli, Stärkekörner. 1858. pag. 333.

[2]) Vergl. Nägeli, Stärkekörner. pag. 333. Die im Text zur Kenntniss gebrachten Anschauungen Nägeli's haben nach der Ansicht dieses Forschers nicht nur für die Amylumkörner Gültigkeit, sondern sie sind ebenso auf anderweitige organisirte Gebilde zu übertragen.

[3]) Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. pag. 443.

aus Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Sauerstoffatomen zusammengesetzt. Es ist daher ein glücklicher Gedanke Pfeffer's[1]) gewesen, die Moleküle Nägeli's als Tagmen zu bezeichnen.[2]) Die verschiedenen organisirten Gebilde (Stärkekörner, Zellhäute und plasmatische Gebilde) repräsentiren daher Syntagmen und den einzelnen aus vielen Molekülen bestehenden Tagmen ist nach Nägeli in vielen Fällen Krystallbeschaffenheit eigenthümlich.

Die im Vorstehenden angedeuteten Anschauungen Nägeli's sind im Allgemeinen seither die herrschenden gewesen. Neuerdings hat Strasburger[3]) versucht, dieselben zu erschüttern. Er bemüht sich nachzuweisen, dass die Interferenzfarben, welche organisirte Gebilde im polarisirten Licht erkennen lassen, nicht Folge des krystallinischen Baues der Tagmen sind, sondern dass jene Farbenphänomene dem Vorhandensein von Spannungsverhältnissen in den organisirten Gebilden ihre Entstehung verdanken, und die Ausführungen des zuletzt genannten Forschers auf pag. 211 sowie pag. 214 des soeben citirten Buches sind in der That im Stande, den neuen Anschauungen eine festere Stütze zu verleihen.[4]) Geht man nun auch von der Vorstellung aus, dass den Molekularaggregaten, Micellen oder Tagmen der organisirten pflanzlichen Gebilde keine Krystallbeschaffenheit zukommt, so kann man trotzdem an dem Kernpunkt der Nägeli'schen Hypothese festhalten. Dieser Kernpunkt ist aber darin zu suchen, dass die Moleküle der organisirten Gebilde nach Nägeli zunächst zur Bildung von Tagmen zusammentreten, und dass erst durch die Vereinigung dieser das Syntagma zu Stande kommt, eine Vorstellung, die für das theoretische Verständniss der mannigfachsten Erscheinungen eine grosse Bedeutung besitzt.

Zweites Kapitel.

Specielles über die organisirten pflanzlichen Gebilde.

§ 19. Die Amylumkörner. — Die Amylum- oder Stärkekörner sind im Pflanzenreich sehr weit verbreitete Gebilde. Sie entstehen vor allen Dingen in den Chlorophyllkörpern als Assimilationsprodukte und werden sehr häufig als Reservestoffmaterial in Knollen und Samen etc. aufgespeichert. Wenn die Reservestoffbehälter kein Amylum führen, so sind natürlich anderweitige stickstofffreie Verbindungen (Zucker, Inulin,

[1]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. 1875. pag. 32.

[2]) Die Tagmen repräsentiren dieselben Gebilde, welche von Nägeli und Schwendener (vergl. das Mikroskop, 2. Aufl., 1877, pag. 424) als Micellen bezeichnet werden.

[3]) Vergl. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882. pag. 208.

[4]) Zu gleichen Anschauungen wie Strasburger ist kürzlich auch Ebner (Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig, 1882) gelangt.

Fette) vorhanden, welche, wie wir an anderer Stelle eingehender sehen werden, im Stande sind, die fehlende Stärke in physiologischer Beziehung zu ersetzen.

Bei mikroskopischer Betrachtung erweisen sich die Stärkekörner als solide, mehr oder minder rundliche Gebilde. Die Grösse der Stärkekörner ist sehr verschieden. Nägeli, der überhaupt sehr umfassende und gründliche Studien über die Beschaffenheit sowie das Verhalten der Amylumkörner angestellt hat, giebt an, dass die einfachen Stärkekörner aus dem Samen von *Fagus silvatica* z. B. einen Durchmesser von 6, diejenigen aus dem Samen von *Pisum sativum* aber einen Durchmesser von 65 Mikromill. besitzen.[1])

Sehr beachtenswerth ist die Thatsache, dass die Stärkekörner Schichtungserscheinungen erkennen lassen. Haben die Körner eine gehörige Grösse erreicht, so zeigt sich, dass sie aus Schichten bestehen, die um einen Mittelpunkt gruppirt sind, der aber meist nicht mit dem mathematischen Centrum identisch ist. Betrachtet man ein frisches Amylumkorn genauer unter dem Mikroskop, so findet man, dass von aussen nach innen abwechselnd dichter und minder dicht erscheinende Schichten auf einander folgen. Die Schichtung der Stärkekörner wird nach Nägeli dadurch bedingt, dass das Verhältniss zwischen Wasser und Amylumsubstanz nicht in allen Partien der in Rede stehenden Gebilde dasselbe ist. Die dichter erscheinenden Schichten sollen die wasserärmeren, die weniger dicht erscheinenden die wasserreicheren sein. Strasburger (l. c., pag. 148) deutet die Schichtungsphänomene der Stärkekörner in wesentlich anderer Weise. Er ist der Ansicht, dass der Wassergehalt der Stärkekörner (sowie auch der Zellhäute) in allen Regionen derselben nahezu der gleiche sei, und die dunkler erscheinenden Partien der Körner sind nach Strasburger nur als die Adhäsionsflächen der auf einander folgenden Stärkelamellen aufzufassen.

Der Wassergehalt verschiedener Stärkesorten ist durchaus nicht derselbe. Der Gesammtwassergehalt eines aus einer Kartoffelknolle entnommenen Amylumkornes beträgt etwa 40 %; andere Stärkekörner sind noch wasserreicher. Erwärmt man Amylum gemeinsam mit Wasser, so beginnt bei etwa 50° C. ein lebhaftes Aufquellen der Körner.[2]) Die Stärkekörner vergrössern sich, die äusseren Theile derselben werden zersprengt, und schliesslich bildet das Amylum mit dem Wasser eine mehr oder minder dickflüssige, homogene Masse (Kleister), in welcher von der Organisation der Amylumkörner durchaus nichts mehr zu erkennen ist.

Vor allen Dingen ist ferner darauf hinzuweisen, dass das Amylum

---

[1]) Diese und manche der folgenden Angaben entnehme ich dem grossen Werk Nägeli's über Stärkekörner.

[2]) Die Temperatur, bei der die Stärke in Berührung mit warmem Wasser aufzuquellen beginnt, ist für verschiedene Stärkesorten, ja selbst für die einzelnen Partien ein und desselben Stärkekornes nicht dieselbe.

kein chemisches Individuum repräsentirt. Es ist nämlich Nägeli[1]) gelungen, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen in Stärkekörnern mit Sicherheit nachzuweisen. Nägeli behandelte Stärke bei 40—47° C. mit Speichel. Es zeigte sich, dass ein Theil der Stärkesubstanz unter dem Einflusse des Ptyalins extrahirt wurde, während ein anderer Theil zurückblieb. Die extrahirte Substanz bezeichnet man als Granulose, die Substanz des Rückstandes aber als Stärkecellulose. Die Granulose zeigt in Berührung mit Jod die charakteristische Stärkereaction; die Stärkecellulose färbt sich in Contact mit Jod und Schwefelsäure blau, Jod allein ertheilt ihr aber nur eine rothgelbe oder bräunliche Färbung. Interessant ist, dass, trotzdem die Stärkekörner nur zu etwa 2—6 % aus Stärkecellulose bestehen, diese nach der Entfernung der Granulose dennoch die Structurverhältnisse des Amylumkornes erkennen lässt. Die Granulose kann man den Amylumkörnern, wie hier noch bemerkt werden mag, auch unter Anwendung von Säuren, zumal von Salzsäure, bei gewöhnlicher Temperatur, entziehen.

Wenn man Amylum mit kochendem Wasser behandelt und die gewonnene Flüssigkeit filtrirt, so kann man in dem Filtrat grosse Stärkemengen nachweisen. Bei gewöhnlicher Temperatur geben aber die unversehrten Stärkekörner an das Wasser, mit welchem sie in Contact gelangen, keine nachweisbaren Substanzmengen ab; dagegen ist das Wasser im Stande, solchen Amylumkörnern, die man zunächst durch Zerreiben mit Sand zertrümmert hat, geringe Granulosemengen zu entziehen.

Die Stärke erleidet, wenn sie mit verschiedenen Körpern in Berührung gelangt, merkwürdige Veränderungen. Zumal hat man die Wirkung der Diastase auf das Amylum eingehender studirt, und während man früher der Ansicht war, dass jenes Ferment die Stärke zunächst in Dextrin und dieses dann in Traubenzucker umwandelt, haben neuerdings Musculus sowie E. Schulze und M. Märcker[2]) gezeigt, dass die Stärke in Berührung mit Diastase unter Wasseraufnahme in Dextrin und eine eigenthümliche Zuckerart (Maltose) gespalten wird. Der letztere Körper kann allerdings unter besonderen Verhältnissen unter Vermittlung des Ferments weiter in Traubenzucker übergeführt werden.

Wird Amylum in der Wärme mit verdünnter Säure (Salz- oder Schwefelsäure) behandelt, so werden Dextrin und Traubenzucker gebildet. Es scheint festzustehen, dass die Säuren keine Spaltung des Amylum wie Diastase bewirken, sondern dass sie die Stärke successive in Dextrin und dieses in Zucker überführen.

Erwähnung mag die Thatsache finden, dass die Stärke im Stande ist, sich mit Metalloxyden und Säuren chemisch zu verbinden.

In Berührung mit Jod färben sich die Stärkekörner (bei Gegenwart

---

[1]) Vergl. Nägeli, Stärkekörner. pag. 121.

[2]) Vergl. E. Schulze und M. Märcker, Journal f. Landwirthschaft. 1872. pag. 57.

von Wasser und nicht zu hoher Temperatur) violet oder blau. Der zur Geltung kommende Farbenton ist aber nicht immer derselbe; verschiedene Stärkesorten, ja selbst die einzelnen Partien ein und desselben Amylumkornes, färben sich nicht gleichartig. Die Stärke kann recht erhebliche Jodmengen (3—7 %) aufnehmen. Die Jodstärke ist aber nicht als eine chemische Verbindung von Amylum mit Jod aufzufassen, denn ihr fehlt ein wesentliches Merkmal einer chemischen Verbindung, nämlich die Aenderung der Naturbeschaffenheit der sich vereinigenden Substanzen. Die Jodstärke bildet sich vielmehr nur dadurch, dass sich die Jodmoleküle zwischen die Tagmen der Stärkekörner einlagern.

Die Stärkekörner in den Pflanzenzellen sind nicht immer einfach, sondern sehr oft ganz oder halb zusammengesetzt. Im ersteren Falle besteht das gesammte Amylumkorn aus mehreren Bruchkörnern, die aber noch zusammenhalten. Die halb zusammengesetzten Stärkekörner sind dadurch charakterisirt, dass gewisse Schichten der ursprünglich einfachen Körner als solche bestehen bleiben und einzelne kleinere Amylumkörner umschliessen.[1])

§ 20. Die Zellhäute. — Die meisten Zellen der Pflanzen besitzen Zellmembranen, welche das Plasma umschliessen. Die Zellhäute sehr junger Zellen scheinen allein aus Zellstoff oder Cellulose und Wasser zu bestehen; später lagern sich mehr oder minder grosse Mineralstoffquantitäten in die Zellhäute ein. Die mit Wasser imbibirten Zellmembranen lassen, wie Nägeli[2]) eingehend gezeigt hat, Schichtungs- sowie Streifungserscheinungen hervortreten, über deren Zustandekommen sich Nägeli und Strasburger in sehr verschiedener Weise aussprechen.

Der Zellstoff der Zellmembranen wird fast von keiner Flüssigkeit (allein von der Kupferoxydammoniakflüssigkeit) aufgelöst. Nur wenige Zellmembranen färben sich mit Jod direkt blau. Meistens ertheilt das Jod den Membranen eine gelbe oder bräunliche Färbung. Wenn man das Jod aber bei Gegenwart sogen. assistirender Substanzen (Schwefelsäure, Jodkalium, Chlorzink etc.) auf Zellhäute einwirken lässt, dann tritt allerdings ein blauer Farbenton hervor.

Der Zellstoff der Membranen kann in der Pflanze in Folge chemischer Prozesse verschiedene merkwürdige Veränderungen erfahren, wodurch, was insbesondere von physiologischem Interesse erscheint, Substanzen von eigenthümlichen physikalischen Eigenschaften entstehen.

1. Cuticularisirung und Verkorkung. Die Cuticula überzieht mit Ausnahme der Wurzelspitzen die gesammte Oberfläche der höheren Gewächse. Das Korkgewebe tritt an älteren Pflanzentheilen oft in bedeutender Ausdehnung auf. In der Cuticula und dem Kork sind verschiedene

---

[1]) Ueber die Wachsthumserscheinungen der Stärkekörner und der organisirten pflanzlichen Gebilde überhaupt wird zweckmässig erst in der Physiologie des Wachsthumsprozesses gesprochen.

[2]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. bayr. Akadem. d. Wiss. 1864. Bd. 1. pag. 297.

Substanzen mit einander gemengt. Es scheint immer noch ein bestimmtes Quantum der Muttersubstanz, des Zellstoffes nämlich, vorhanden zu sein. Ferner begegnet man aber in der Cuticula sowie den Korkmassen Mineralstoffen, fett- und wachsartigen Verbindungen und namentlich erheblichen Cutin- resp. Suberinmengen. Diese letzteren Stoffe sind beträchtlich kohlenstoffreicher als die Cellulose und liefern höchst wahrscheinlich das Material zur Bildung jener fett- oder wachsartigen Substanzen, die häufig in grösseren Mengen an der Oberfläche der Cuticula abgeschieden werden.[1])

2. Die Verholzung. Jene in das Innere der verschiedenartigsten Holzelemente vorspringenden Verdickungsschichten verdanken einer eigenthümlichen Metamorphose des Zellstoffs ihre Entstehung. Bei der Verholzung bilden sich sehr wahrscheinlich mannigfaltige Produkte, die reich an Kohlenstoff sind, und zusammen als Ligninsubstanzen bezeichnet werden. Man kann dieselben durch Maceration des Holzes mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure von der noch vorhandenen Cellulose trennen. Diese letztere bleibt dabei erhalten, während die Ligninsubstanzen durch Oxydation völlig zerstört werden.

3. Die Verschleimung. Manche Zellen enthalten bedeutende Mengen von Pflanzenschleim oder Gummiarten, die in Berührung mit Wasser ganz ausserordentlich stark aufquellen und wenigstens in manchen Fällen (nicht immer) aus Zellstoff durch Degradationsprozesse entstanden sind. So erinnere ich hier an die Schleim- und Gummiarten der Epidermiszellen der Lein- und Quittensamen.[2]) Ebenso entstehen auch das Traganthgummi und das Arabin (unter völliger Verschleimung ganzer Gewebepartien) aus dem Zellstoff der Zellmembranen.[3])

§ 21. Die plasmatischen Gebilde. — Die plasmatischen Gebilde sind als die eigentlichen Träger des Lebens anzusehen, wie dies im dritten Abschnitte specieller begründet werden soll. Zellen, die keine plasmatischen Massen mehr enthalten, sind als abgestorben zu betrachten. Die plasmatischen Gebilde treten in den Pflanzenzellen in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf, und zwar erscheint es zweckmässig, zwischen den lebensthätigen und lebensfähigen plasmatischen Gebilden zu unterscheiden.

Zu den ersteren gehört vor allen Dingen der eigentliche, Bewegungserscheinungen zeigende Protoplasmaleib der lebensthätigen, mehr oder minder wasserreichen Zellen. Ausserdem sind aber auch die Zellkerne, sowie die Plasmamassen der Chlorophyllkörper etc. hierher zu rechnen.

Diese plasmatischen Gebilde bestehen aus einem Gemenge ver-

---

[1]) Ueber das Wachs und Fett der Cuticula hat de Bary (vergl. bot. Zeitung. 1871, pag. 129 etc.) sehr eingehende Untersuchungen angestellt.

[2]) Vergl. Frank, Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 5, pag. 161 und Journal f. prak. Chem. Bd. 95. pag. 479.

[3]) Vergl. Wigand, Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 3, pag. 117.

schiedener Körper. Die Tagmen der in Rede stehenden organisirten pflanzlichen Gebilde bestehen wesentlich aus eiweissartiger Substanz und sind im Stande, sehr viel Wasser festzuhalten. Die protoplasmatische Grundmasse in den lebensthätigen Zellen zeigt daher eine flüssigkeitsähnliche Beschaffenheit; sie ist aber keineswegs mit einer gewöhnlichen Flüssigkeit identisch. Neben den proteïnstoffartigen Körpern und dem Wasser sind, wie man auf Grund physiologischer Beobachtungen schliessen darf, eine Reihe von stickstoffhaltigen sowie stickstofffreien organischen Körpern im Plasma in gelöster Form vorhanden. Ebenso fehlen Mineralstoffe niemals im Plasma, und es treten auch mehr oder minder leicht sichtbare körnige Gebilde (Stärkekörner, Fetttröpfchen etc.) in demselben auf.

Es kann an dieser Stelle nicht meine Aufgabe sein, auf die innere Differenzirung des Protoplasmaleibes der Pflanzenzellen näher einzugehen. Nur darauf möchte ich hinweisen, dass man heute immer mehr und mehr bemüht ist, einen Unterschied zwischen der hyalinen Hautschicht des Plasma und der Körnerschicht desselben zu constatiren. Die letztere zeichnet sich durch einen grossen Reichthum an kleinen Körnchen aus; der ersteren fehlen diese körnigen Einlagerungen. Jede Partie eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer Hautschicht. Dieselbe, welche von Pfeffer[1]) im Gegensatz zum Körnerplasma auch als Hyaloplasma bezeichnet wird, besitzt nicht nur in morphologischer, sondern insbesondere in physiologischer Hinsicht ein grosses Interesse. Ich werde in dem Abschnitt über Stoffwanderung specieller zeigen, dass verschiedene Körper (Zucker, Farbstoffe etc.), die allerdings im Stande sind, die Cellulosemembranen zu passiren, dennoch nicht als solche auf rein osmotischem Wege aus den lebenden Pflanzenzellen austreten können. Ebenso ist es ja bekannt, dass in der Vacuolenflüssigkeit der Zellen gelöste Farbstoffe etc. nicht in das Protoplasma eindringen.[2]) Das Körnerplasma kann unmöglich das eigenthümliche Verhalten des Protoplasma bei osmotischen Prozessen bedingen, denn wenn in demselben in Folge strömender Bewegungen sogar jene erwähnten kleinen Körnchen translocirt werden, so müssen gelöste Stoffe noch viel leichter im Körnerplasma eine Ortsveränderung erfahren. Das Hyaloplasma ist daher unzweifelhaft als diejenige Region des Protoplasma anzusehen, welche in Folge ihres eigenthümlichen molekularen Baues das merkwürdige Verhalten desselben bei osmotischen Prozessen bedingt.

Als lebensfähige plasmatische Gebilde sind vor allen Dingen jene wasserarmen, spröden, brüchigen Inhaltstoffe der Zellen ruhender Pflanzentheile, z. B. der Samen, anzusehen. Diese plasmatischen Gebilde zeigen zunächst noch keine Lebenserscheinungen, sie gehen aber in lebensthätiges

[1]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877.

[2]) Todtes Protoplasma zeigt das hier angedeutete merkwürdige Verhalten nicht mehr.

Protoplasma über, wenn die Samen mit Wasser in Berührung gelangen, und die Evolution des Embryo beginnt. In den Zellen der ruhenden Samen begegnet man einer plasmatischen Grundmasse, die mehr oder minder fettreich ist. In dieser Grundmasse liegen die Proteïnkörner eingebettet.[1]) Es liegt mir hier fern, auf den morphologischen Charakter derselben näher einzugehen; ich will nur erwähnen, dass sie, abgesehen von gewissen Einschlüssen, fast ausschliesslich aus Proteïnstoffen bestehen, und dass als Einschlüsse Krystalle von oxalsaurem Kalk, Globoïde sowie Krystalloïde auftreten. Diese letzteren, welche übrigens ebenso im lebensthätigen Protoplasma vorkommen, besitzen die Form wahrer Krystalle; sie unterscheiden sich aber wesentlich durch ihre Imbibitionsfähigkeit von denselben. Die Krystalloïde bestehen der Hauptmasse nach aus Proteïnstoffen.

Drittes Kapitel.

Die Zerstörung der Molekularstructur organisirter pflanzlicher Gebilde.

§ 22. Vorbemerkungen. — Die Molekularstruktur der organisirten pflanzlichen Gebilde kann durch verschiedene äussere Einflüsse (Temperaturverhältnisse, Elektricität etc.) zerstört werden, und mit der Vernichtung derselben geht der Tod der Pflanzenzellen, resp. des gesammten vegetabilischen Organismus Hand in Hand. Das Wesen des Zerstörungsprozesses scheint niemals allein in einer einfachen Umlagerung der Tagmen der organisirten Gebilde zu bestehen, sondern es muss wohl immer auf eine mehr oder weniger vollständige Vernichtung der Tagmen selbst zurückgeführt werden. Wenn man wasserreiche Stärkekörner z. B. allmählich erwärmt, so verändern sich dieselben zunächst nicht augenfällig; bei etwa 60° C. aber erfolgt eine Verkleisterung derselben. Bereitet man sich eine grössere Quantität von Kleister und bringt die Masse auf ein Filter, so erhält man eine vollkommen klare Flüssigkeit als Filtrat, in dem mit Hülfe von Jod bedeutende Stärkemengen (Granulosemengen) nachgewiesen werden können. Man hat es hier, wie ich meine, mit einer wahren Lösung zu thun, und die Granulosetagmen der Amylumkörner müssen also in Folge des Quellungsprozesses bei der Verkleisterung in ihre Moleküle zerfallen sein. Ebenso scheinen die Tagmen (physiologische Elemente) des Plasma unter dem Einflusse zu hoher, oder zu niedriger Temperaturen, überhaupt unter dem Einflusse ungünstiger Bedingungen, gänzlich zerstört zu werden.[2])

---

[1]) Vergl. namentlich Pfeffer, Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 8, pag. 429.

[2]) Uebrigens sei bemerkt, dass nach den Resultaten gewisser Beobachtungen behauptet werden muss, dass niedere Temperaturen an sich, selbst solche unter 0°, nicht immer den Tod der Pflanzenzellen und eine Zerstörung der Tagmen des Plasma derselben herbeiführen.

Die Lebensthätigkeit der Pflanzenzellen, die ja in erster Linie auf eine normale Beschaffenheit des Plasma zurückgeführt werden muss, wird durch jene nachtheiligen Einflüsse völlig vernichtet, und namentlich spricht der Umstand, das getödtete Pflanzenzellen keine Athmung mehr unterhalten,[1]) dafür, dass die Tagmen ihres Plasma gänzlich zerstört sind.

§ 23. Der Einfluss niederer Temperaturen auf die Pflanzenzellen. — Es ist ein Factum, welches nicht bestritten werden kann, dass das Wasser des Saftes krautiger Pflanzentheile bei niederer Temperatur zu Eis erstarrt. Uebrigens braucht diese Eisbildung nicht immer bereits bei 0° zu erfolgen, sondern sie wird sich häufig erst bei Temperaturen unter 0° geltend machen, weil die Anwesenheit verschiedener Körper in den Pflanzensäften sich nicht ohne Einfluss auf den Gefrierpunkt derselben erweist, und weil, wie vor allen Dingen zu betonen, Wassermoleküle, die durch Imbibitionskräfte in den Pflanzenzellen festgehalten werden, den bei der Eisbildung zur Geltung kommenden Krystallisationskräften einen energischen Widerstand entgegensetzen.[2]) Dagegen haben ältere Physiologen wohl die Ansicht ausgesprochen, dass das Wasser im Innern lebensfähiger, unversehrter Bäume nicht zu Eis erstarren könne. Diese Ansicht ist aber, wie bereits Erwägungen allgemeiner Natur ergeben, falsch, und sie darf zumal nicht mehr aufrecht erhalten werden, seitdem Schübler und Göppert[3]) das Vorhandensein von Eis im Innern von Bäumen zur Zeit des Winters thatsächlich constatirt haben.

Das Verhalten der Pflanzen niederen Temperaturen gegenüber ist ausserordentlich verschieden. Viele Gewächse (Moose, Flechten, aber auch höher organisirte Pflanzen, wie *Helleborus*-Arten, *Viscum album)* ertragen die strengste Kälte wie es scheint ohne Nachtheil. Andere Gewächse (zumal tropische Pflanzen) sollen nach Hardy[4]) bereits bei niederen Temperaturen, die noch über dem Gefrierpunkte des Wassers liegen, zu Grunde gehen,[5]) und wenn dies richtig ist, so mögen manche Gewächse ebenso in Folge des Gefrierens ihrer Säfte an sich ihre Lebensfähigkeit einbüssen.

Von sehr grossem Interesse ist nun die Thatsache, dass viele Pflanzentheile durch Abkühlung auf Temperaturen unter 0° an sich nicht getödtet werden, und dass die gefrorenen Zellen ebenso in Folge nachträglichen langsamen Aufthauens nicht zu Grunde gehen, während schnelles Aufthauen sie dagegen vernichtet. Sachs[6]) hat z. B. Blätter von

[1]) Vergl. Detmer, Sitzungsberichte d. Jenaischen Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft. 1881. Sitzung v. 18. November.

[2]) Vergl. Müller-Thurgau, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880. H. 1.

[3]) Vergl. Göppert, Ueber die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen. Breslau 1830, pag. 160.

[4]) Vergl. Hardy, Botan. Zeitung. 1856. pag. 202.

[5]) Allerdings sollen nach H. de Vries niedere Temperaturen über 0° an sich das Leben der Pflanzen niemals gefährden. Dennoch scheinen mir die Angaben Hardy's noch nicht völlig widerlegt zu sein.

[6]) Vergl. Sachs, Versuchsstationen. Bd. 2, pag. 177 und Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. pag. 59.

Runkelrüben, Raps, Kohl etc. bei — 4—6° C. gefrieren lassen und dann in Luft von + 2—3° C. oder in Wasser von 6—10° C. gebracht. Es zeigte sich, dass die Pflanzentheile zu Grunde gingen. Die erfrorenen, d. h. die durch Gefrieren und schnelles Aufthauen getödteten Untersuchungsobjecte, hatten ihren Turgor verloren, sie waren schlaff geworden und liessen den Zellsaft bei dem geringsten Druck austreten. Erfrorene Gewebemassen werden durchscheinend, die Säfte verschiedener Zellregionen mischen sich mit einander, und dadurch erfolgt eine rasche Zersetzung der Bestandtheile derselben. Erfrorene Pflanzentheile verändern ihre Farbe und vertrocknen schliesslich. Als Sachs die gefrorenen Blätter in Wasser von 0° sehr langsam aufthaute, gelang es ihm, dieselben am Leben zu erhalten. Ebenso wie die Blätter verhalten sich Kartoffelknollen und Rübenwurzeln. Die gefrorenen Knollen oder Wurzeln gehen in Folge langsamen Aufthauens nicht, wol aber nach schnellem Aufthauen zu Grunde. Experimentirt man mit rothen Rüben, so lässt sich bei der Ausführung der Untersuchungen noch ein interessantes Phänomen beobachten. Gesunde Zellen rother Rüben geben nämlich an Wasser von gewöhnlicher Temperatur, mit dem sie in Contact gerathen, kaum merkliche Farbstoffmengen ab. Erfrorene Zellen der Wurzeln lassen den Farbstoff hingegen in Berührung mit Wasser in Folge der Zerstörung des Hyaloplasma leicht fahren.

Neben der Thatsache, dass viele Pflanzentheile nicht durch das Gefrieren an sich, sondern erst in Folge der Art und Weise des Aufthauens getödtet werden, ist der fernere Umstand besonders für uns von Interesse, dass die Kälte um so weniger nachtheilig auf die Pflanzenzellen einwirkt, je wasserärmer dieselben sind. So ist es bekannt, dass die wasserarmen Winterknospen unserer Bäume sehr bedeutende Kältegrade ohne Nachtheil ertragen. Ebenso sind lufttrockene Samen in hohem Grade widerstandsfähig niederen Temperaturen gegenüber. Göppert[1]) setzte lufttrockene oder angequollene Samen sehr verschiedener Pflanzenspecies Temperaturen von — 25 bis — 40° C. aus. Die ersteren hatten nach Abschluss der Versuche ihr Keimfähigkeit nicht eingebüsst, während die wasserreicheren Untersuchungsobjecte sämmtlich zu Grunde gegangen waren. Zu ähnlichen Resultaten gelangte ich unter Benutzung der Früchte von *Triticum vulgare.*[2])[3])

Bei dem Bestreben, die Ursachen zu ermitteln, welche den nachtheiligen Wirkungen des Frostes auf Pflanzenzellen zu Grunde liegen, dachte man wol zuerst daran, die gesammten Erscheinungen auf die Ausdehnung des

---

1) Vergl. Göppert, Wärmeentwicklung. pag. 49.

2) Vergl. Detmer, Wollny, Forschungen auf d. Gebiete der Agriculturphysik. Bd. 2. H. 1.

3) Besonders unempfindlich niederen Temperaturen gegenüber sind, selbst im wasserreichen Zustande, ölreiche Samen. Vergl. Tautphöus, Ueber die Keimung der Samen. Inaugural-Dissertat. München 1876. pag. 65.

Wassers bei der Eisbildung zurückführen zu können. Man kann sich vorstellen, dass die Volumenzunahme, welche der Zellinhalt beim Gefrieren erleidet, ein Zerreissen der Hautschicht des Plasma sowie der Zellmembranen bedingt, und dass diese Vorgänge ihrerseits den Tod der Pflanzen herbeiführen. Wenn der Inhalt vieler Zellen plötzlich zu Eis erstarrt, so mögen in der That unter Umständen derartige Prozesse, wie wir solche soeben erwähnten, zur Geltung kommen, aber die Resultate der Untersuchungen Nägeli's[1]) sowie Erwägungen allgemeiner Natur führen zu dem Schlusse, dass das Gefrieren der Pflanzentheile in der Regel nicht von einem Zerreissen der Zellmembran etc. begleitet sein kann. Wenn überdies Pflanzentheile in Folge der Frostwirkung an sich nicht, sondern erst in Folge eines zu schnellen Aufthauens zu Grunde gehen, so kann von einem Zerreissen der Membranen ihrer Zellen überhaupt gar nicht die Rede sein. Eine einigermaassen klare Vorstellung kann man sich über die Ursachen der Frostwirkungen auf Pflanzenzellen bilden, wenn man gewisse Verhältnisse, auf die von Sachs[2]) hingewiesen worden ist, näher ins Auge fasst.

Wenn man nämlich Stärkekleister oder geronnenes Eiweiss gefrieren und wieder aufthauen lässt, so erhält man Massen, in denen die molekulare Anordnung des Wassers und der festen Substanz eine wesentlich andere als vor dem Gefrieren geworden ist. Es zeigt sich, dass man es jetzt nicht mehr mit homogenen Gemischen von Wasser mit Amylum, resp. Eiweiss zu thun hat; vielmehr haben sich die Stärke- und Eiweissmoleküle in Folge des Gefrierens derartig zusammengruppirt, dass sie jetzt ein aus festen Partikeln bestehendes Netzwerk repräsentiren, in dessen Maschen sich das Wasser bewegt. Beim Gefrieren der Pflanzen, so dürfen wir annehmen, machen sich nun ganz ähnliche Vorgänge wie beim Gefrieren des Stärkekleisters etc. geltend. Die normale Anordnung der Tagmen und der Wasserhüllen organisirter Gebilde wird durch die niederen Temperaturen gänzlich modificirt. Ein Theil des Wassers des Zellsaftes sowie ein Theil des von den Zellmembranen und dem Plasma imbibirten Wassers trennt sich von dem saftigen Pflanzengewebe und wird bei langsamem Gefrieren oft in bedeutenden Mengen in Form von Eiskrusten, die aus dicht gedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, an der Oberfläche desselben abgeschieden. Die Eiskrystalle wachsen an ihrer Basis, während das Pflanzengewebe sich nach Maassgabe des Wasserverlustes zusammenzieht und seinen Turgor verliert.[3]) Wenn das Aufthauen gefrorener Pflanzentheile langsam stattfindet, so kann die gesammte in Folge des Aufthauens entstehende Wassermenge aufs Neue von den Pflanzenzellen aufgenommen werden; der Zellsaft nimmt seine ursprünglichen Concentrationsverhältnisse wieder an, Proto-

[1]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. k. bayr. Akadem. d. Wiss. 1861. Bd. 1. pag. 267.

[2]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie der Pflanzen. pag. 60.

[3]) Vergl. Specielleres bei Sachs, Berichte d. k. sächsischen Gesellsch. d. Wiss. 1860 und Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 703.

plasma und Zellmembranen kehren wieder in den normalen Imbibitionszustand zurück, und das Leben des Pflanzentheiles bleibt erhalten, wenn dasselbe nicht schon durch das Gefrieren an sich vernichtet worden war. Bei sehr schnellem Aufthauen gefrorener Pflanzentheile kann das sich bildende Wasser nicht schnell genug von den Zellen aufgenommen werden. Die normalen Concentrations- und Imbibitionszustände der Zellen werden nicht wieder hergestellt, und dies führt in vielen Fällen den Tod der Pflanzen herbei.[1]) Die hier geltend gemachten Anschauungen erklären auch die Thatsache, weshalb wasserreiche Pflanzentheile in Folge der Frostwirkung mehr als wasserarme leiden. Die Krystallisationskräfte können den Tagmen der ersteren das Wasser nämlich offenbar viel leichter entziehen als denen der letzteren, und somit erfahren wasserreiche Zellen unter dem Einflusse des Frostes viel weitergehende Veränderungen als wasserärmere.

§ 24. **Der Einfluss höherer Temperaturen auf die Pflanzenzellen.** — Aus seinen eingehenden Untersuchungen über den Einfluss höherer Temperaturen auf saftige Pflanzentheile (Blätter etc.) zieht Sachs[2]) den Schluss, dass die Zellen derselben zu Grunde gehen, wenn sie kurze Zeit lang (10—20 Minuten) in Luft von etwa 51° C. verweilen,[3]) während 2—3° C. tiefer liegende Temperaturen selbst längere Zeit hindurch ohne Nachtheil ertragen werden.[4]) Wenn das die saftigen Pflanzentheile umgebende Medium nicht Luft, sondern Wasser ist, so gehen dieselben, wie Sachs ebenfalls constatirt, viel leichter zu Grunde. Ein 10 Minuten langes Verweilen von Blättern in Wasser von 45—46° C. führt den Tod derselben herbei.

Ebenso wie die Pflanzen niedere Temperaturen weit leichter ertragen, wenn sie wasserarm sind, leiden sie auch unter dem Einflusse höherer Temperaturen weit weniger, wenn sie arm an Feuchtigkeit sind, als dann, wenn ihr Gewebe von Wasser durchtränkt wird. Die Resultate der bekannten auf Anregung von Sachs von H. Fiedler[5]) durchgeführten Experimente lassen das berührte Verhältniss in ein helles Licht treten. Die Untersuchungen sind mit lufttrockenen und mit angequollenen Samen angestellt worden. Dieselben blieben der höheren Temperatur eine Stunde lang ausgesetzt und wurden dann auf ihre Keimfähigkeit geprüft.

---

[1]) Mit den hier zuletzt erwähnten Prozessen geht gewiss eine völlige Zerstörung der physiologischen Elemente des Plasma Hand in Hand.

[2]) Vergl. Sachs, Flora. 1864. No. 1 etc.

[3]) Uebrigens ist zu bemerken, dass die Pflanzentheile in dieser kurzen Zeit wahrscheinlich nicht genau die Temperatur der sie umgebenden Luft annehmen.

[4]) Verweilen Pflanzen aber recht lange, z. B. viele Stunden, in einem Raume, in welchem eine Temperatur von 48—49° C. herrscht, so gehen sie zweifelsohne zu Grunde.

[5]) Vergl. Sachs, Experimentalphysiologie. pag. 66.

100 Stück lufttrockener Samen / gequollener Samen lieferten Keime, die über die Erde kamen.[1])

	lufttrockener Samen				gequollener Samen			
	Nicht erhitzt.	57 — 58° C.	64 — 65° C.	74° C.	Nicht erhitzt.	49 — 50° C.	53 — 54° C.	54 — 55° C.
Erbsen	88	—	75	1	96	75	20	
Gerste	96	98	6		90	3		
Mais	100	90	25		88	2		

Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass Samen, wenn man ihnen das Wasser, welches sie im lufttrockenen Zustande noch enthalten, künstlich möglichst vollständig entzieht, Temperaturen zwischen 120—125° C. noch vertragen.[2]) Diese hohen Temperaturen schädigen die Samen allerdings meistens bis zu einem bestimmten Grade, aber sie vernichten die Keimfähigkeit derselben doch nicht vollständig. Trockene Pilzsporen können ebenso, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüssen, auf Temperaturen über 100° C. erhitzt werden.

Die Ursachen, welche bedingen, dass Pflanzentheile unter dem Einflusse höherer Temperaturen zu Grunde gehen, sind noch keineswegs genau erforscht. Auf jeden Fall bewirkt die Wärme eine mehr oder weniger vollständige Zerstörung der Molekularstruktur der organisirten Zellenbestandtheile, und es ist von vornherein ersichtlich, dass wasserreiche Pflanzentheile unter dem Einflusse höherer Wärmegrade mehr leiden werden als wasserarme. Vor allen Dingen wird sich die Wirkung höherer Temperaturen zunächst auf das wasserreiche Plasma erstrecken. In sehr vielen Fällen führt schon der einfache Gerinnungsprozess der in den Pflanzenzellen vorhandenen Eiweissstoffe den Tod derselben herbei, und bei der Beurtheilung der bezüglichen Verhältnisse ist nicht zu übersehen, dass die Temperatur, bei der die Coagulation der Eiweissstoffe erfolgt, wesentlich abhängig ist von den Concentrationsverhältnissen des Zellsaftes sowie von der Gegenwart oder Abwesenheit anderweitiger Substanzen. Uebrigens braucht der Tod selbst sehr wasserreicher Zellen unter dem Einflusse höherer Temperaturen durchaus nicht immer Hand in Hand mit einer Coagulation der Proteïnstoffe zu gehen, denn man ist berechtigt, anzunehmen, dass die höheren Wärmegrade an sich, indem durch sie die Bewegung der Atome der physiologischen Elemente des Plasma übermässig gesteigert wird, eine völlige Vernichtung derselben und damit das Absterben der Pflanzenzellen herbeizuführen vermögen.[3])

§ 25. Der Einfluss der Elektricität auf die Pflanzenzellen. — Schwächere elektrische Ströme (constante Ströme und Inductionsströme)

---

[1]) Die leeren Felder in der Tabelle sollen anzeigen, dass die entsprechenden Samen des Versuchs nicht gekeimt haben.

[2]) Man vergl. zumal die Angaben von Just (Bot. Zeitung, 1875, pag. 52) und von Höhnel (wissenschaftl.-praktische Untersuchungen auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues, herausgegeben v. F. Haberlandt. Bd. 2, pag. 77).

[3]) Ueber die Schädigungen, welche Pflanzenzellen unter dem Einfluss concentrirten Sonnenlichtes erfahren, vergl. Pringsheim, Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 12.

üben keinen besonders nachtheiligen Einfluss auf die Pflanzen aus; starke elektrische Ströme vernichten aber die Lebensfähigkeit derselben. Man hat sich zumal bemüht, die Wirkungen, welche die Elektricität auf die Bewegungserscheinungen des Plasma geltend macht, zu studiren, und Jürgensen[1]) gelangte z. B. bei bezüglichen Untersuchungen zu folgenden Resultaten. Schwache elektrische Ströme bringen auf die Bewegung des Plasma in den Zellen des Blattgewebes von *Vallisneria spiralis* keine sichtbaren Wirkungen hervor. Stärkere Ströme verursachen eine Verlangsamung der Bewegung; bei längerer Dauer der Versuche Stillstand derselben. Wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her. Hat die Bewegung des Plasma aber völlig aufgehört, so macht sie sich selbst nach sofortigem Oeffnen der Kette nicht wieder geltend. Sehr intensive elektrische Ströme führen sofortigen dauernden Stillstand der Bewegung des Plasma in den Zellen herbei. Inducirte Ströme wirken ähnlich wie constante auf das Plasma der *Vallisneria*-Zellen ein.[2])

§ 26. Der Einfluss verschiedener Substanzen auf die Pflanzenzellen. — In der botanischen Literatur begegnet man häufig der Angabe, dass bestimmte Stoffe in hohem Grade giftig auf die Pflanzenzellen einwirken, d. h. die Lebensfähigkeit derselben bedeutend deprimiren oder gar völlig vernichten. In der That sind solche Angaben als der Ausdruck richtiger Beobachtungen anzusehen, aber es muss bemerkt werden, dass die Untersuchungen über die giftigen Wirkungen verschiedener Stoffe auf die Pflanzen im Allgemeinen bis jetzt in wenig exacter Weise durchgeführt worden sind.[3])

Säuren, zumal Schwefelsäure, rufen im sehr verdünnten Zustande zwar eine lebhaftere Quellung organisirter Gebilde als reines Wasser hervor, aber vernichten dieselben doch nicht. Concentrirtere Säuren bedingen ausserordentlich lebhafte Quellungserscheinungen und führen eine Zerstörung der Molekularstructur vegetabilischer Gebilde herbei. Völlig concentrirte Schwefelsäure wirkt natürlich chemisch verändernd auf alle pflanzlichen Gebilde ein. Kalilösung veranlasst in Contact mit organisirten pflanzlichen Gebilden lebhafte Quellung derselben, aber die Erscheinungen welche sich in Folge dessen geltend machen, sind in mehr als einer Hinsicht verschieden von denjenigen, welche mit der durch Säuren bedingten Quellung Hand in Hand gehen.

In verschiedenem Grade, aber unzweifelhaft giftig wirken ferner

[1]) Man vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl., pag. 737.

[2]) Ueber den Einfluss der Elektricität auf das Plasma vergl. man auch die Angaben von Kühne (Unters. über d. Protoplasma. 1864, pag. 79 etc.) und Velten (Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. zu Wien. 1876. Bd. 73, Aprilheft).

[3]) Dies tritt namentlich deutlich hervor, wenn man die umfänglichen Zusammenstellungen Nobbe's (vergl. dessen Handbuch d. Samenkunde, pag. 254) über den Einfluss verschiedener Körper auf Samen durchgeht.

Oxalsäure, Gerbsäure, Chlornatrium, schwefelsaures Kupferoxyd, Quecksilberchlorid, Carbolsäure, Chloroform, ätherische Oele[1]) etc. auf Pflanzenzellen ein; indessen bleibt es erst ferneren Untersuchungen vorbehalten, die Erscheinungen, welche sich geltend machen, wenn jene genannten sowie weitere Stoffe mit Pflanzen in Contact gerathen, näher festzustellen und die den auftretenden Phänomenen zu Grunde liegenden Ursachen zu ermitteln. Metallsalze (Kupfer- und Quecksilbersalze) vernichten die Lebensfähigkeit der Pflanzenzellen offenbar, indem sie zur Entstehung von Metallverbindungen der vorhandenen Eiweissstoffe Veranlassung geben. Häufig ist es aber sehr schwierig, den Grund für die nachtheilige Wirkung dieses oder jenes Körpers auf Pflanzenzellen anzugeben, und nach Nägeli[2]) ist die erwähnte toxikologische Wirkung der ätherischen Oele auf Pflanzenzellen z. B. Folge einer Contactwirkung der organischen Stoffe auf das lebendige Plasma.

§ 27. Der Einfluss mechanischer Eingriffe auf die Pflanzenzellen. — Druck, Stoss, Zerrung von geringer Intensität wirken nicht nachtheilig, weil die an den Pflanzen hervorgerufenen Veränderungen sich wieder ausgleichen können. Werden Amylumkörner oder Plasmamassen in einzelne Stücke zerschnitten, so bedingt die Operation noch keineswegs eine Zerstörung der Molekularstructur der organisirten Gebilde. Bruchstücke von Stärkekörnern verhalten sich dem polarisirten Lichtstrahl gegenüber z. B. genau so wie unversehrte Amylumkörner. Stücke eines Myxomycetenplasmodiums können selbständig weiter leben. Völlige Zerstörung der Pflanzentheile wird erst durch Zerreiben derselben herbeigeführt. Die Gruppirung der Tagmen unter einander wird dadurch völlig modificirt, und nun treten häufig secundäre Folgen, chemische Veränderungen der Zellbestandtheile auf, die dazu beitragen, die Vernichtung der organisirten Gebilde zu einer recht vollständigen zu machen.

§ 28. Die Veränderungen der Pflanzenzellen mit zunehmendem Alter. — Die meisten plasmareichen Pflanzenzellen haben als solche nur eine relativ beschränkte Lebensdauer. Wenn die Zellen dagegen, ohne ihre Lebensfähigkeit direkt einzubüssen, in den lufttrockenen Zustand übergehen können, wie dies namentlich für die Zellen der Samen gilt, so vermögen sie in vielen Fällen sehr lange Zeit hindurch im lebensfähigen Zustande zu verharren. Es sind Fälle sicher bekannt, dass Samen viele Jahre lang, ja selbst Jahrhunderte lang ihre Keimfähigkeit bewahrt haben,[3]) und vor allen Dingen müssen die Samen, wenn sie lange keimfähig bleiben sollen, vor dem nachtheiligen Einflusse der Feuchtigkeit geschützt werden, Fr. Haberlandt[4]) constatirte z. B., dass neun Jahre alte Weizenkörner,

---

[1]) Vergl. Detmer, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 10, pag. 731 und Nobbe, Versuchsstationen, Bd. 21, pag. 449.

[2]) Vergl. Nägeli, Theorie d. Gährung. 1879, pag. 85.

[3]) Man vergl. zumal die Angaben von Nobbe (Handbuch d. Samenkunde, pag. 368) und diejenige von Ernst (Botan. Zeitung, 1876, No. 3).

[4]) Vergl. F. Haberlandt, Just's Botanischer Jahresbericht. 1873, pag. 259.

die im lufttrockenen Zustande aufbewahrt worden waren, nicht mehr keimten, während Proben derselben Weizenfrucht, die neun Jahre lang bei 50—60° aufbewahrt worden waren, sich noch zu 70% keimfähig erwiesen. Ueberdies hat der zuletzt genannte Beobachter — was von anderer Seite ebenfalls bestätigt worden ist — gefunden, dass die Keimfähigkeit der Samen mit zunehmendem Alter derselben sinkt, bis sie schliesslich gleich Null wird. Viele Samen sind in Folge der Beschaffenheit des Gewebes ihrer Testa in hohem Grade vor den nachtheiligen Wirkungen der Feuchtigkeit geschützt, und diese Samen werden gewiss in erster Linie sehr lange Zeit hindurch keimfähig bleiben. Aber es ist sehr wohl möglich, dass jeder Same, mag derselbe selbst unter den günstigsten Verhältnissen aufbewahrt werden, allein in Folge von Umlagerungen der Atome der organisirten Zellengebilde, seine Lebensfähigkeit mit der Zeit völlig verliert.

Viertes Kapitel.

Elementare Molekularvorgänge in den Pflanzenzellen.

§ 29. Der Imbibitionsprozess. Wir können von der Voraussetzung ausgehen, dass sich bei dem Prozesse der Auflösung eines Körpers in einem andern Medium die Moleküle der zu lösenden Substanz und diejenigen des Lösungsmittels vollkommen mit einander vermischen. In einer wahren Lösung existirt demnach eine vollkommen gleichartige Vertheilung der Moleküle der in Betracht kommenden Substanzen. Im schroffen Gegensatz zu dem Verhalten der in irgend einer Flüssigkeit löslichen Körper steht das Verhalten solcher Substanzen, die als unlöslich bezeichnet werden müssen. Wir dürfen annehmen, dass die Anziehungskräfte, welche zwischen den Molekülen derselben zur Geltung kommen, viel bedeutender sind, als diejenigen, welche von Seiten der Flüssigkeitstheilchen auf die Moleküle des unlöslichen Körpers ausgeübt werden. Aus diesem Grunde wird die Lage der Moleküle eines unlöslichen Körpers in Contact mit einer Flüssigkeit nicht modificirt.[1])

Von den hier berührten Erscheinungen wohl zu unterscheiden ist das Phänomen der Imbibition, und es ist, um das Wesen des Imbibitionsprozesses richtig beurtheilen zu können, vor allen Dingen wichtig, sich an jene Vorstellungen zu erinnern, welche wir uns, zumal auf Grund der Untersuchungen Nägeli's, über die Molekularstruktur vegetabilischer Körper gebildet haben. Als imbibitionsfähige Körper sind nämlich solche aus Tagmen bestehende Gebilde aufzufassen, welche in Contact mit Flüssigkeiten begrenzte Quellung zeigen.

[1]) Ich brauche hier wohl kaum darauf hinzuweisen, dass viele Körper, die in einer bestimmten Flüssigkeit löslich sind, von anderen Flüssigkeiten nicht gelöst werden, und dass manche Substanzen nicht als in einer gegebenen Flüssigkeit unlösliche, sondern nur als schwer lösliche zu bezeichnen sind.

Wir stellen uns vor, dass die Tagmen imbibitionsfähiger Gebilde, so lange dieselben sich im trockenen Zustande befinden, einander unmittelbar berühren. Gelangen die imbibitionsfähigen Körper aber mit Flüssigkeiten in Berührung, so dringen die Flüssigkeitsmoleküle zwischen die Tagmen ein und entfernen dieselben mehr oder weniger von einander. Das Zustandekommen des Imbibitionsprozesses muss also mit einer Volumenzunahme der quellenden Substanz verbunden sein, und in der That ist leicht zu constatiren, dass pflanzliche Gebilde (einzelne Stärkekörner, Stücke von Zellmembranen, Samen, Holzmassen), wenn sie im trockenen Zustande mit Wasser in Contact gelangen, ihr Volumen vergrössern. Häufig lässt sich überdies feststellen, dass die Wassereinlagerung nach verschiedenen Richtungen hin nicht in derselben Weise erfolgt. Da die Wassermoleküle, um zwischen die Tagmen einzudringen, dieselben von einander entfernen müssen, so ist der Imbibitionsprozess offenbar mit einer Arbeitsleistung verbunden. Andererseits darf nicht übersehen werden, dass bei dem Zustandekommen der Imbibition in Folge von Flüssigkeitsverdichtung Wärme frei wird.

Wenn der Prozess der Quellung zum Abschluss gelangt ist, wenn die in Folge der Quellung hervorgerufene Volumenzunahme der imbibitionsfähigen Gebilde ihr Maximum erreicht hat, so bestehen immer noch Attractionskräfte zwischen den einzelnen Tagmen. Dies Verhältniss erscheint für die Beurtheilung des Wesens der Imbibition von besonderer Bedeutung.[1])

Ich will hier noch betonen, dass übrigens nicht alle aus Tagmen bestehenden Gebilde imbibitionsfähig zu sein brauchen. Man kann sich vorstellen, dass Syntagmen existiren, deren einzelne Tagmen einander so lebhaft anziehen, dass bestimmte Flüssigkeiten nicht im Stande sind, zwischen dieselben einzudringen, und andererseits ist es möglich, dass es Syntagmen giebt, deren Tagmen ausserordentlich geringe Anziehungskräfte auf einander geltend machen, und in Folge dessen selbst in Contact mit kaltem Wasser jene Erscheinung, welche in der Anmerkung als unbegrenzte Quellung bezeichnet worden ist, hervortreten lassen. Im weitesten Sinne des Wortes könnte man nun sämmtliche Syntagmen, mögen sie sich in Berührung mit Flüssigkeiten in dieser oder jener Weise verhalten, als organisirte Gebilde ansehen. Vom physiologischen Standpunkte aus erscheint es aber geboten, lediglich diejenigen Syntagmen als organisirte

[1]) Wohl zu unterscheiden von den hier erwähnten Imbibitionsprozessen sind jene Vorgänge, welche durch das Zustandekommen unbegrenzter Quellung charakterisirt werden. Wenn Gummiarten und Pflanzenschleim mit Wasser in Contact gelangen, so erfolgt eine ausserordentlich lebhafte Quellung. Die Theilchen der Gummi- oder Schleimmassen üben schliesslich keine in Betracht kommenden Anziehungskräfte mehr auf einander aus, und hierdurch ist die zu Stande kommende Erscheinung der unbegrenzten Quellung ganz wesentlich von derjenigen, welche als begrenzte Quellung bezeichnet werden muss und durch den Imbibitionsvorgang bedingt wird, verschieden.

Gebilde zu bezeichnen, welche in Berührung mit Wasser von gewöhnlicher Temperatur begrenzter Quellung fähig sind. Die bereits näher betrachteten pflanzlichen Körper (Stärkekörner, Zellhäute und plasmatische Gebilde) verhalten sich in der That in der soeben angegebenen Weise und müssen deshalb als organisirte Gebilde gelten.

§ 30. Die Flüssigkeitsdiffusion und die Osmose. In den Gewächsen sind bekanntlich viele Ursachen thätig, welche die Concentrationsverhältnisse der Pflanzensäfte modificiren. Die dadurch hervorgerufenen Gleichgewichtsstörungen suchen sich immer wieder auszugleichen, und dies geschieht durch Diffusionsvorgänge sowie osmotische Prozesse.

Wenn zwei Flüssigkeiten von verschiedener chemischer Beschaffenheit mit einander in Berührung gelangen, so machen sich sehr häufig Diffusionserscheinungen geltend, d. h. die Flüssigkeiten mischen sich mit einander. Dies erfolgt bereits, wenn die Anziehungskraft zwischen den Molekülen der einen Flüssigkeit nicht so energisch als diejenige Anziehungskraft ist, welche die Moleküle der zweiten Flüssigkeit auf jene der ersten ausüben. Der Verlauf des Diffusionsprozesses erweist sich abhängig von den specifischen Anziehungskräften, welche die Moleküle der Flüssigkeiten auf einander geltend machen, von der Molekulargeschwindigkeit der Flüssigkeitstheilchen, sowie von den Concentrations- und Temperaturverhältnissen der Lösungen. Viel complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Flüssigkeitsschichten sich nicht, wie es bei der gewöhnlichen Diffusion der Fall ist, unmittelbar berühren, sondern durch eine Scheidewand (Membran) von einander getrennt sind. Die in diesem Falle hervortretenden Erscheinungen der Osmose sind nicht allein abhängig von den oben angeführten Momenten, sondern der Verlauf der zu Stande kommenden Prozesse wird jetzt überdies wesentlich von den specifischen Anziehungskräften beeinflusst, welche die Membrantheilchen auf die Flüssigkeitsmoleküle ausüben, und die Natur der Membran ist schon aus diesem Grunde, wie bekannt, von grosser Bedeutung für den Verlauf der osmotischen Prozesse. Um den Prozess der Osmose genauer zu erforschen, hat man sich namentlich aus Schweinsblase oder Pergamentpapier angefertigter Membranen bedient.[1]) Die gewonnenen Resultate dürfen allerdings nicht ihrem gesammten Umfange nach unmittelbar auf das Verhalten der Cellulosemembranen vegetabilischer Zellen übertragen werden, aber es kann dennoch behauptet werden, dass die Zellhaut sich bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse in den Pflanzen ganz ähnlich wie jene künstlichen Membranen bei der Ausführung rein physikalischer Experimente verhalten wird. Dies ist um so wahrscheinlicher, als ich in der That constatiren konnte, dass gewisse Stoffe, wie z. B. Traubenzucker, die im Stande sind, Membranen von vegetabilischem Pergament zu passiren, ebenso die Fähigkeit besitzen,

[1]) Die Theorie der osmotischen Prozesse ist namentlich von Brücke (vergl. Poggd. Annal., Bd. 58, pag. 77) und Fick (vergl. Poggd. Annal., Bd. 94, pag. 59 und medicinische Physik, 2. Auflage, 1866, pag. 59) entwickelt worden.

in Zellmembranen einzudringen. Andere Körper, z. B. Eiweisssubstanzen, vermögen weder künstliche noch natürliche Membranen zu durchwandern.

Es ist nun aber mit Nachdruck zu betonen, dass die Cellulosemembran durchaus nicht als einzige Schicht der lebenden Zellen anzusehen ist, welche den Verlauf der osmotischen Prozesse in denselben bestimmt. Es ist bereits früher bemerkt worden, dass das Plasma im normalen Zustande an séinen freien Flächen von einer Schicht begrenzt wird, die man als Hautschicht oder Hyaloplasma bezeichnet, und es ist heute als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass das Hyaloplasma eine äusserst wichtige Rolle bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse im vegetabilischen Organismus spielt. Manche Substanzen, Traubenzucker, viele Farbstoffe etc., sind, wie ich ebenfalls constatiren konnte, nicht im Stande in das Plasma der Zellen einzudringen oder den Zellsaft der Vacuolen, welcher sie in Lösung enthält, zu verlassen, und diese Erscheinungen werden nur erklärlich, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, dass bestimmte Regionen des Plasma, eben die Hautschichten desselben, das osmotische Verhalten jener Körper bestimmen.[1]) Soll demnach eine Substanz aus einer Pflanzenzelle in eine andere übergehen, so muss dieselbe im Stande sein, sowohl die Cellulosemembranen der Zellen als auch das Hyaloplasma derselben zu passiren. Manche Körper (Traubenzucker, Farbstoffe) sind zwar im Stande, der ersteren Forderung Genüge zu leisten, aber da sie die Hautschicht des Plasma nicht durchdringen können, so werden sie dennoch nicht als solche auf rein osmotischem Wege aus einer Pflanzenzelle in eine benachbarte translocirt.

Kommt es darauf an, sich eine Vorstellung über die Wirkung des Hyaloplasma bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse zu bilden, so erscheint es von Bedeutung, auf die Eigenschaften der von Traube[2]) und Pfeffer[3]) dargestellten Niederschlagsmembranen Rücksicht zu nehmen. Wenn z. B. Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxyd und Ferrocyankalium in geeigneter Weise miteinander in Berührung gelangen, so entsteht an der Contactfläche der Flüssigkeiten eine Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer. Die Niederschlagsmembranen zeigen allerdings — wie mit Nachdruck zu betonen ist — durchaus nicht in jeder Beziehung dasselbe Verhalten wie die Hautschicht des Plasma, aber sie sind derselben doch unzweifelhaft vergleichbarer als die gewöhnlich bei dem Studium der Osmose benutzten Membranen von Schweinsblase oder vegetabilischem Pergament, und dies zeigt sich unmittelbar darin, dass viele Körper, welche die

---

[1]) Ueber die hier berührten Verhältnisse sind zu vergleichen: Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, pag. 4; H. de Vries, Archives Néerlandaises, 1871, T. 6; Detmer, Journal für Landwirthschaft, 27. Jahrgang, pag. 361.

[2]) Vergl. Traube, Botanische Zeitung, 1875, pag. 56. Traube hat bereits im Jahre 1867 Untersuchungen über Niederschlagsmembranen im Archiv für Anatomie und Physiologie von du Bois-Reymond und Reichert mitgetheilt.

[3]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. 1877.

Hautschicht des Plasma nicht oder nur sehr schwierig zu passiren vermögen (Traubenzucker, Dextrin, Mineralstoffe), jene Niederschlagsmembranen ebenfalls nicht oder nur in geringen Quantitäten durchwandern können.

§ 31. Der Turgor. Die in den Pflanzenzellen, speciell im Protoplasma vorhandenen Körper ziehen das Wasser mehr oder minder lebhaft an. Die Zellen nehmen also aus ihrer Umgebung Wasser auf. Dieses Wasser füllt nicht nur den von der Zellhaut umschlossenen Raum der Zellen einfach aus, sondern es führt sogar häufig eine Erweiterung desselben herbei. Wenn die Inhaltsstoffe der Zellen nämlich mehr und mehr Flüssigkeit von aussen aufsaugen, so wird der Zellinhalt einen allmählich lebhafter werdenden Druck auf die Hautschicht des Plasma und die Zellmembran geltend machen. Diese Schichten werden lebhalt vom Zellinhalt gedehnt, das Hyaloplasma legt sich der Zellmembran dicht an, und die Zelle befindet sich im Zustande des Turgors, sie turgescirt. Die Grösse dieses Turgors, die Turgorausdehnung, ist offenbar abhängig von zwei Momenten. Einerseits nämlich von der Grösse der Turgorkraft, d. h. von der Grösse des Drucks, den der Zellinhalt auf die gespannten Zellenschichten ausübt, und der wesentlich abhängig ist von der osmotischen Saugkraft des Zellinhaltes, andererseits von dem Widerstande, den die gespannten Zellschichten (Hyaloplasma und Cellulosemembran) der Turgorkraft entgegensetzen. Eine sich mit Wasser in Berührung befindende Zelle vergrössert ihr Volumen so lange, bis sich die durch die osmotische Saugkraft des Zellinhaltes hervorgerufene Turgorkraft und die Elasticitätsspannung der gedehnten Zellenschichten das Gleichgewicht halten. Eine Steigerung der Turgorausdehnung kann jetzt nur eintreten, wenn die Turgorkraft durch irgend welche Ursachen erhöht wird, oder wenn der Widerstand der gespannten Zellenschichten abnimmt. Nach dem Gesagten ist es klar, dass nur geschlossene Zellen turgesciren können. Zellen, deren Wandungen mit wirklichen Löchern versehen sind, können nicht in den Zustand der Turgescenz übergehen. Ueberdies ist auch zu bemerken, dass für das Zustandekommen einer normalen Turgescenz der Zellen die Hautschicht des Plasma durchaus unentbehrlich ist, denn die Cellulosemembran allein würde dem vom Zellinhalt ausgeübten Druck einen viel zu geringen Filtrationswiderstand entgegensetzen, als dass die Erscheinung des Turgors zu Stande kommen könnte.[1]) Ausführlicher werde ich mich im 8. Paragraphen des zweiten Theiles dieses Buches über die Turgorerscheinungen aussprechen.

§ 32. Die Filtration. Wenn die Turgorkraft der Zellen nicht übermässig gross ist, so setzen die gespannten Schichten der Zellen dem vorhandenen Druck einen hinreichenden Widerstand entgegen, um den Austritt von Flüssigkeit aus den Zellen zu verhindern. Steigt aber die Turgorkraft bedeutend, so kann der Widerstand der gespannten Zellenschichten überwunden und ein Theil der Flüssigkeit des Zellinhaltes durch die gespann-

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Auflage, pag. 757, und H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877.

ten Schichten nach aussen filtrirt werden. Da der Zellsaft nicht aus reinem Wasser besteht, sondern eine Lösung sehr verschiedener Stoffe repräsentirt, so ist klar, dass in Folge der Filtrationsvorgänge aus den Zellen Lösungen austreten müssen. Diese Lösungen besitzen aber durchaus nicht die nämliche Concentration wie der Zellsaft, denn man hat ermitteln können, dass die Substanz der Membranen, durch welche man Flüssigkeiten künstlich hindurchfiltrirt, nicht ohne Einfluss auf die Zusammensetzung der Filtrate ist. Runeberg[1]) fand z. B., dass, wenn Eiweisslösungen durch Membranen hindurchgepresst werden, das Filtrat meist eine geringere Concentration als die ursprüngliche Lösung besitzt. Salzlösungen zeigen hingegen bei der Filtration ein anderes Verhalten. Die Filtrationsgeschwindigkeit der Lösungen ist abhängig von äusseren Verhältnissen und der Beschaffenheit der Lösungen selbst. Höhere Temperatur und höherer Druck steigern die Filtrationsgeschwindigkeit; Eiweisslösungen passiren die Membranen viel langsamer als Salzlösungen von gleicher Concentration. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich die Zellmembranen bei dem Vorgange der Filtration ganz ähnlich wie die bis jetzt benutzten thierischen und pflanzlichen Membranen verhalten werden. Ueber das Verhalten des Hyaloplasma solchen Flüssigkeiten gegenüber, welche durch dasselbe filtrirt werden, sind wir aber zur Zeit nicht weiter unterrichtet.

§ 33. Der Temperaturzustand der Gewächse. — Es ist bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, dass die verschiedensten physiologischen Prozesse in den Pflanzen sich in hohem Grade abhängig von den Wärmeverhältnissen erweisen, und es ist aus diesem Grunde selbstverständlich, dass es ein Interesse besitzt, diejenigen Momente, welche den Temperaturzustand der Pflanzen bestimmen, zu kennen.

Sieht man von der im Allgemeinen geringen Wärmemenge ab, welche im vegetabilischen Organismus selbst in Folge von Stoffwechselprozessen frei wird (Eigenwärme der Pflanzen), so wird die Temperatur eines Pflanzentheiles einerseits abhängig sein müssen von seiner Lage im Organismus und andererseits von den thermischen Verhältnissen der den Pflanzenkörper umgebenden Medien (Luft, Wasser, Boden), denn zwischen diesen Medien und den Gewächsen findet fortdauernd ein Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt.[2]) Ueberdies übt in vielen Fällen der Transpirationsprozess (da bei der Wassergasbildung Wärme latent wird) einen sehr wesentlichen Einfluss auf den Temperaturzustand der Pflanzentheile aus.

Die Wärmestrahlungsverhältnisse (Absorption und Emission) besitzen zumal für solche Pflanzentheile, die, wie es bei den Blättern der Fall ist, eine erhebliche Flächenentwicklung erfahren, grosse Bedeutung, und es ist

---

[1]) Vergl. Runeberg, Wagner's Archiv f. Heilkunde. 18. Jahrgang. pag. 1.

[2]) Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass nicht nur die eigentlichen Wärmestrahlen, sondern auch die Lichtstrahlen, soweit dieselben nicht in den Pflanzenorganen sonst verbraucht werden oder gar nicht in denselben zur Absorption gelangen, Wärmewirkungen im Organismus hervorrufen können.

ja bekannt, dass sich manche Blätter unter dem Einflusse der Sonnenstrahlen sehr beträchtlich erwärmen, dass sie aber auch unter anderen Umständen reichliche Wärmemengen durch Strahlung verlieren und sich in Folge dessen mit Thau oder Reif überkleiden. Das Wärmeleitungsvermögen der Pflanzentheile ist ein nur geringes, und dieser Umstand erklärt das Zustandekommen verschiedener Erscheinungen im Pflanzenleben.

In Folge der erwähnten Wärmeleitungs- und Wärmestrahlungsverhältnisse u. s. w. werden kleine submerse oder subterrane Pflanzen im Allgemeinen annähernd die Temperatur der sie umgebenden Medien besitzen. Die krautigen, stark transpirirenden Pflanzentheile sind meist (nicht immer) kälter als die Luft. Im Innern der Bäume ist die Temperatur in Folge der eigenthümlichen Wärmeleitungsverhältnisse des Holzes bald höher, bald niedriger als diejenige der umgebenden Medien. Die Baumstämme sind im Allgemeinen am Tage kälter, in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.[1])

§ 34. Die elektromotorischen Wirkungen an Pflanzen. — Die von mehreren Seiten bestätigten Resultate der sorgfältigen Untersuchungen Buff's[2]), welche unter Benutzung einzelner Pflanzentheile sowie unversehrter Pflanzen durchgeführt wurden, lassen erkennen, dass sich die inneren Gewebe und die Wurzeloberfläche der Landpflanzen zu der Oberfläche der Stamm- und Blattgebilde derselben dauernd negativ elektrisch verhalten. Werden die Untersuchungsobjecte in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeführt, so geht ein elektrischer Strom von der cuticularisirten Oberfläche der Pflanzentheile durch den Leitungsdraht zur Wundfläche oder der Wurzeloberfläche.

Neuerdings hat Kunkel[3]) die elektromotorischen Wirkungen, welche man von gewissen Oberflächenpunkten unversehrter Blätter sehr verschiedener dicotyler Pflanzen erhalten kann, genauer studirt. Die Blattnerven verhalten sich, wie Kunkel fand, stets positiv elektrisch gegen das Blattparenchym. Ein derartiges Resultat berechtigt aber noch nicht, worauf bereits Buff mit Bezug auf die Ergebnisse seiner Beobachtungen hinwies, zu der Annahme, dass in den Pflanzentheilen elektrische Spannungsdifferenzen präexistiren. Vielmehr ist nur zu schliessen, wie auch Kunkel betont, dass Verschiedenartigkeiten in der Art und Anordnung der Theilchen des vegetabilischen Gewebes vorhanden sind, welche bei dem Anlegen feuchter Elektroden Unterschiede in dem Auftreten gewisser Bewegungsvorgänge (Wasserbewegung) bedingen, deren theilweise Ausgleichung in der Form elektrischer Ströme erfolgt.

---

[1]) Ueber die in diesem Paragraphen angedeuteten Verhältnisse vergl. man Göppert, Wärmeentwicklung. Breslau 1831; Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie, pag. 49, und Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. pag. 695. Mit Bezug auf die Leitungsfähigkeit des Holzes für Wärme verdient die Thatsache Beachtung, dass dieselbe in der Längsrichtung des Holzes bedeutender als in der Querrichtung ist.

[2]) Vergl. Buff, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1854. Bd. 89. pag. 80.

[3]) Vergl. Kunkel, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2, pag. 1 und Pflüger's Archiv f. Physiologie. Bd 25.

Nichtsdestoweniger ist es gewiss, dass an der Oberfläche und im Innern solcher Gewächse, welche sich normalen Vegetationsbedingungen ausgesetzt befinden, elektrische Spannungen und Ströme zu Stande kommen können, denn einerseits leuchtet ein, dass dies bei dem Benetzen der Pflanzentheile mit Wasser der Fall sein muss, und andererseits darf nicht übersehen werden, dass gewisse Bewegungsvorgänge der Pflanzen unmittelbar das Hervortreten elektrischer Erscheinungen zur Folge haben. Es ist nämlich von Munk[1]) unter Benutzung der *Dionaea muscipula* und von Kunkel unter Anwendung der *Mimosa pudica* der Nachweis geliefert worden, dass in dem Momente, in welchem in Folge einer Reizung der Blätter die Bewegung derselben eintritt, eine Aenderung in dem bisher beobachteten Ausschlag des Elektrometers, also eine Stromschwankung, zur Geltung kommt. Kunkel weist übrigens auf Aehnliches hin, wenn er sagt (pag. 17 seiner Abhandlung): „Die an Pflanzen beobachteten elektromotorischen Wirkungen sind durch Wasserströmungen veranlasst, die ich entweder durch das Anlegen von Elektroden erst hervorrufe, oder die durch active und passive Bewegungen der Pflanzen bedingt sind.“[2])

Bei der Beurtheilung der hier erwähnten Verhältnisse ist aber, dies muss besonders betont werden, stets zu beachten, dass die elektrischen Spannungen und Ströme nicht nothwendig als Folge des eigentlichen Lebensprozesses der Pflanzen angesehen werden müssen; vielmehr werden sie unter Vermittlung gewisser physikalischer oder chemischer Prozesse hervorgerufen, die ausserhalb des Organismus ebenso gut zur Geltung kommen können.[3])

Erwähnung verdient hier noch die Thatsache, dass sich bekanntlich die häufig sehr bedeutenden elektrischen Differenzen zwischen der Luft und dem Boden durch die Pflanzen in Form von Blitzschlägen ausgleichen können. Somit ist es sicher, dass ebenfalls geringe elektrische Differenzen zwischen Luft und Erde ihren Ausgleich durch die Gewächse finden werden. Ob die auf diesem Wege entstehenden elektrischen Ströme, die das Gewebe der Pflanzen fast immer durchsetzen dürften, etwa von Vortheil für die Vegetation sind, ist wissenschaftlich noch nicht festgestellt worden, obgleich manche bezügliche Versuche vorliegen.

§ 35. Die Protoplasmabewegungen. — a) Allgemeines. Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei den verschiedenen Formen der Zellbildung (Verjüngung, Zelltheilung etc.) gewisse Bewegungsvorgänge der

---

[1]) Vergl. Munk, Archiv f. Anatomie v. Du Bois-Reymond. 1876. H. 1 u. 2.

[2]) Neben den Wasserströmungen machen sich in den Pflanzen noch eine Reihe physikalischer und chemischer Prozesse geltend, welche zur Entstehung elektrischer Spannungen und Ströme im vegetabilischen Organismus Veranlassung geben können.

[3]) Hermann (vergl. das von demselben herausgegebene Handbuch der Physiologie, Bd. 1, Th. 1, pag. 200, und Bd. 2, Th. 1, pag. 146 und 169) hat gezeigt, dass die ruhenden und unversehrten Muskeln sowie Nerven des thierischen Organismus stromfrei sind. Es ist danach wohl sicher, dass auch in der Pflanze in Folge der eigentlichen Lebensprozesse keine elektrischen Ströme erzeugt werden.

Tagmen des Plasma zur Geltung kommen, aber es ist in manchen Fällen selbst mit Schwierigkeiten verbunden, das nächste Resultat dieser Bewegungsprozesse im Einzelnen genauer zu verfolgen. Dagegen zeigt das Plasma der bereits mehr oder minder völlig ausgebildeten Zellen Bewegungserscheinungen, die sich bei stärkerer Vergrösserung leichter verfolgen lassen, ja die sogar unter Umständen als sehr rapide verlaufende erscheinen. Halten wir uns an das Aeusserliche dieser Bewegungsvorgänge, so können wir dieselben nach Sachs[1]) wie folgt classificiren:

A. Bewegung nackter Protoplasmakörper.

1. Das Schwärmen der Schwärmsporen und Spermatozoiden. Die Protoplasmakörper verändern ihre äussere Form nicht, aber ihre beweglichen Cilien bewirken eine Rotation um die Längsachse und zugleich eine fortschreitende Bewegung im Wasser.
2. Amöbenbewegungen. Die Plasmamassen (z. B. Plasmodien der Myxomyceten) verändern ihre äusseren Umrisse fortdauernd und kriechen so auf festen Körpern hin. Im Innern des Plasma findet strömende Bewegung statt.

B. Bewegung des Protoplasma innerhalb der Zellhaut.

1. Die Circulation des Plasma. Dieselbe kommt in den plasmareichen Zellen vieler Pflanzen, zumal in den Zellen der Haare zur Geltung, und bei ihrem Zustandekommen laufen von dem wandständigen Plasma aus Stränge und Bänder zu der den Kern umgebenden Plasmamasse hin. Man unterscheidet dabei Massenbewegung grösserer Plasmaportionen und strömende Bewegung an diesen selbst. Jene besteht in Anhäufung oder Veränderung des Wandbeleges bald hier, bald dort, Wanderung des kernhaltigen Klumpens nach verschiedenen Richtungen und dem entsprechend verschiedener Gruppirung der Stränge; innerhalb des Plasma finden strömende Bewegungen, oft in entgegengesetzten Richtungen in ein und demselben Strange, statt, die an der Bewegung der vorhandenen Körnchen sichtbar werden.
2. Die Rotation des Plasma. — Dieselbe kommt namentlich in den Zellen mancher Wasserpflanzen *(Characeen, Vallisneria)*, zur Geltung. Sie besteht darin, dass sich die ganze Masse des einen Saftraum umschliessenden Plasma an der Zellwand wie ein dicker, in sich selbst geschlossener Strom hinbewegt und die in ihm enthaltenen Körnchen und Körner mit fortführt.

Eigenthümliche Bewegungserscheinungen, von denen bis jetzt noch nicht die Rede war, zeigen auch die Schizomyceten, die Zellen der Oscillarien und Diatomeen[2]) sowie diejenigen der Desmidiaceen.[3])

---

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 39.

[2]) Vergl. Engelmann, Botan. Zeitung. 1879. Nr. 4.

[3]) Vergl. Stahl, Verhandlungen d. phys.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge. Bd. 14.

Ueber die eigentlichen Grundursachen der Bewegungserscheinungen, die sich am Protoplasma beobachten lassen, sind wir noch sehr wenig unterrichtet. Auf alle Fälle sind jene Ursachen zum Theil in molekularen Bewegungen zu suchen, und Hofmeister, Sachs, sowie andere Forscher haben es unter Zugrundelegung dieses Gesichtspunktes versucht, das Zustandekommen der in Rede stehenden Phänomene zu erklären. Auf einige bezügliche Verhältnisse komme ich im dritten Abschnitt (§ 51 unter 6) noch zurück, muss aber hier bei dem beschränkten mir zur Disposition stehenden Raum leider darauf verzichten, die Anschauungen jener Männer über die Ursachen der Protoplasmabewegungen zu beleuchten; dagegen ist es erforderlich, diejenigen Verhältnisse zu berühren, welche sich auf die Wirkung äusserer Einflüsse auf die Plasmabewegungen beziehen.

b) Der Einfluss des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen des Plasma. — Wir werden erfahren, dass das Licht allerdings einen ganz bestimmten Einfluss auf die Schwärmsporen vieler Pflanzen ausübt, aber es ist mit Nachdruck zu betonen, dass die Schwärmsporen sich auch im Dunkeln schwärmend bewegen können.[1]) Es gelingt, die Schwärmer von *Ulothrix* bis gegen drei Tage lang, diejenigen von *Haematococcus* bis über 2 Wochen im Dunkeln in Bewegung zu erhalten. Die frischen Schwärmer vertheilen sich dabei gleichmässig in der ganzen Flüssigkeit, mit der sie sich in Berührung befinden.

Manche Schwärmer, z. B. diejenigen der Saprolegnien, reagiren in keiner Weise auf Lichtwirkungen; sie sind aphotometrisch. Andere dagegen, zumal die chlorophyllhaltigen, werden in ganz eigenthümlicher Weise vom Licht beeinflusst, und man kann sie als photometrisch-phototaktische Schwärmer bezeichnen. Diese Schwärmer *(Haematococcus, Ulothrix, Bryopsis, Botrydium)* werden, wie die Untersuchungen ergeben haben, durch den Lichteinfall gezwungen, ihre Längsachse in der Richtung des Strahlenganges zu stellen und sie bewegen sich dann in mehr oder minder geraden Bahnen entweder der Lichtquelle zu, oder sie suchen dieselbe zu fliehen.[2]) Die Erscheinung, dass manche Schwärmer einer bestimmten Art sich dem Lichte entgegen bewegen, während andere Individuen derselben Species das Licht fliehen, wird durch einen gewissen Zustand, in welchem sich die Schwärmer befinden, durch ihre sogen. Lichtstimmung, bedingt. Diese Lichtstimmung wird durch verschiedene äussere Umstände, zumal aber durch den Entwicklungszustand der Schwärmer selbst, inducirt. Die Schwärmsporen sind nämlich im Allgemeinen in ihrer Jugend auf Licht höherer Intensität

---

[1]) Man vergl. über das Folgende Strasburger (Wirkung d. Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, 1878) und Stahl's bereits citirte Abhandlung.

[2]) Es giebt, wie Engelmann feststellte (Onderzoekingen gedaan in het physiologisch laboratorium d. utrechtsche hoogeschool, R. III, VII, A. II, pag. 286) Organismen (Bacterium photometricum), die zwar photometrisch, aber nicht phototaktisch sind. Ihre Bewegung wird überhaupt erst durch Lichteinfluss hervorgerufen; das Licht übt aber keinen richtenden Einfluss auf ihre Bewegung wie auf diejenige der oben genannten Schwärmer aus.

als im Alter gestimmt. Sie wenden ihr farbloses, cilientragendes Ende daher im Alter von der Lichtquelle ab und suchen dieselbe zu fliehen.[1]) Bemerkt sei noch, dass nach den Untersuchungen Strasburger's nur die blauen indigofarbigen und violetten Strahlen in bestimmter Weise richtend auf die Schwärmer einwirken.

Auch auf die Plasmodien von *Aethalium* wirkt das Licht in bestimmter Weise ein. Es gelingt nämlich, dieselben, so lange sie noch jung und noch nicht zur Sporenbildung bereit sind, durch Licht von geringer Intensität an die Oberfläche der Gerberlohe hervorzulocken. Steigerung der Lichtintensität hat ein Zurückziehen der Plasmodien in das Substrat zur Folge. Das Hervortreten der reifenden Plasmodien im vollen Tageslicht an die Oberfläche der Lohe, muss mit einer veränderten Lichtstimmung der Plasmodien in Verbindung gebracht werden.

Es muss hier ferner darauf hingewiesen werden, dass das Licht auf die Stellung der Chlorophyllkörper von erheblichem Einfluss ist, eine Erscheinung, die offenbar zunächst dadurch zu Stande kommt, dass die Lichtstrahlen die Lagerungsverhältnisse des Plasma modificiren, so dass die Chlorophyllkörper passiv mit fortgeführt werden. Weiterhin macht das Licht noch einen richtenden Einfluss auf die Chlorophyllkörper selbst geltend. Die hier in Betracht kommenden Erscheinungen sind von Famintzin, Borodin[2]), Frank[3]) und Stahl[4]) genau studirt worden.

Wenn grüne Pflanzentheile dem Lichteinfluss entzogen werden, so nehmen die Plasmamassen und die Chlorophyllkörper die aus innern Ursachen angestrebte Vertheilung in den Zellen an. Im Allgemeinen legen sich die Chlorophyllkörner im Dunkeln, wie die von Frank unter Benutzung von Moosblättern, Farnprothallien, Blättern von *Sagittaria* und *Vallisneria* angestellten Untersuchungen ergeben haben, den zur Oberfläche der Pflanzentheile senkrechten Wandungen der Zellen sowie den mit der Oberfläche der Pflanzentheile parallelen Binnenwandungen der Zellen an. Lichtzutritt ruft nun bemerkenswerthe Stellungsveränderungen der Chlorophyllkörner hervor. Dieselben sammeln sich an den den Lichtstrahlen zugewendeten Wandungen der Zellen an, und es ist noch besonders hervorzuheben, dass die Chlorophyllkörner dabei oft die sogen. Flächenstellung annehmen. Steigt die Intensität des Lichtes, welches die Pflanzen trifft, bedeutend, so wird übrigens die Lage der Chlorophyllkörner wieder eine andere. Stahl, der sich mit der Erforschung der hier in Rede stehenden Phänomene eingehend beschäftigte, fand, dass intensives Licht die Chlorophyllkörner veranlasst, sich an den mit den Lichtstrahlen parallelen Zellwandungen in Profil-

---

[1]) Die Schwärmer, welche das Licht fliehen, haben in besonders ausgeprägter Weise die Neigung, sich zur Ruhe zu setzen.

[2]) Vergl. Borodin, Mélanges biologiques. T. 6, pag. 541.

[3]) Vergl. Frank, Botan. Zeitung. 1871. pag. 209 und Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 8, pag. 217.

[4]) Vergl. Stahl, Botanische Zeitung. 1880. No. 20.

stellung, in welcher sie ihre schmäleren Kanten dem Licht zukehren, anzuordnen. Diese Bewegungserscheinungen der Chlorophyllkörner in den Zellen, ebenso wie der richtende Einfluss des Lichtes auf die Chlorophyllkörper, durch welchen dieselben bald in die Flächen, bald in die Profilstellung gelangen, und endlich noch gewisse Formänderungen der Chlorophyllkörper, die auch durch das Licht hervorgerufen werden können, besitzen eine grosse biologische Bedeutung für die Pflanzen. Im nicht zu intensiven Licht ordnen sich die Assimilationsorgane der Zellen, wie aus den vorstehenden Andeutungen hervorgeht, derartig an, dass die Lichtstrahlen möglichst ausgenutzt werden können, während die Chlorophyllkörper in intensiverem Licht Stellungsverhältnisse annehmen, durch welche sie vor einer zu starken Lichtwirkung geschützt werden.

Schliesslich ist noch zu bemerken, dass ungünstige Einflüsse (niedere Temperatur, Sauerstoffmangel etc.) Stellungsverhältnisse der Chlorophyllkörper in den Zellen herbeiführen, die äusserlich viel Aehnlichkeit mit der Nachtstellung derselben besitzen. Aber während die Chlorophyllkörper in der normalen Dunkelstellung ihre Reactionsfähigkeit auf Licht nicht eingebüsst haben, verändern sie ihre Lage, so lange die erwähnten ungünstigen Umstände herrschen, selbst bei Lichtzutritt nicht.

c) Der Einfluss der Temperaturverhältnisse auf die Bewegungserscheinungen des Plasma. Die Wärmestrahlen üben, wie Strasburger gefunden hat und in seiner citirten Abhandlung genauer zeigt, keinen richtenden Einfluss, wie die Lichtstrahlen, auf die Schwärmsporenbewegung aus. Hingegen beeinflussen die Wärmestrahlen das Verhalten gewisser Schwärmer dem Licht gegenüber bedeutend, so zwar, dass Erhöhung der Temperatur bis auf ein bestimmtes Maass sie auf höhere, Erniedrigung der Temperatur bis auf ein gewisses Maass sie auf niedrigere Lichtintensität stimmt. Es lässt sich ferner feststellen, dass die Geschwindigkeit der Schwärmerbewegung bis zu bestimmten Temperaturen wächst, um schliesslich wieder langsamer zu werden. Die Schwärmer von *Haematococcus* bewegen sich z. B. bei Temperaturen zwischen 30—40° C. am schnellsten; bedeutendere Wärmegrade verlangsamen ihre Bewegung sehr schnell und führen schliesslich, wenn die Temperatur über 50° C. steigt, ihren Tod herbei.[1])

Auch die strömende Bewegung sowie die Rotation des Plasma in den Zellen werden in erheblichem Grade von den Temperaturverhältnissen beinflusst. Darüber liegen Untersuchungen von M. Schultze[2]), Sachs[3]), Velten[4]) u. A. vor. Sachs fand, dass die Plasmaströmung in den Haaren von *Cucurbita, Pepo* und *Tradescantia* bei 11—16° C. langsam

---

[1]) Ueber den Einfluss der durch thermische Verhältnisse bedingten Wasserströmungen auf die Vertheilung der Schwärmsporen in Flüssigkeiten vergl. die wichtigen Beobachtungen von Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, pag. 744.

[2]) Vergl. M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden. 1863. pag. 46.

[3]) Vergl. Sachs, Flora. 1864. No. 4 u. 5.

[4]) Vergl. Velten, Flora. 1876. pag. 198.

ist, zwischen 30—40° C. sehr lebhaft wird und bei Temperaturen über 40° C. wieder langsamer wird. Wenn die Haarzellen von *Cucurbita* im Wasser liegen, so steht die Plasmaströmung bei 46—47° C. binnen 2 Minuten, bei 47—48° C. in 1. Minute still. Die Bewegung macht sich bei niederer Temperatur aufs Neue geltend. Wenn sich die Pflanzenzellen mit strömendem Plasma nicht mit Wasser, sondern mit Luft in Berührung befinden, so erfolgt der Stillstand der Bewegung erst bei etwas höherer Temperatur als in dem zuerst erwähnten Falle; die Strömung kann aber auch dann bei Temperaturerniedrigung wieder beginnen. Man sieht also, dass höhere Temperaturen, wenn sie eine gewisse Grenze nicht überschreiten, das Plasma noch nicht tödten. Es geht dasselbe in den Zustand der Wärmestarre über, und eine Temperaturerniedrigung ruft die normalen Lebenserscheinungen wieder hervor.

Fünftes Kapitel.

Die Bewegung der Gase in den Pflanzen.

§ 36. Physikalische Gesichtspunkte.[1]) — In allen im lebensthätigen Zustande befindlichen Pflanzenzellen machen sich Athmungserscheinungen geltend. Unter gewöhnlichen Verhältnissen nehmen die Pflanzenzellen Sauerstoff auf und produciren Kohlensäure. Die meisten Pflanzenzellen können ohne die Gegenwart des freien Sauerstoffes nicht wachsen; aber sie sind dennoch im Stande, bei Abschluss der Luft ihre Lebensthätigkeit längere oder kürzere Zeit zu bewahren. Unter diesen Umständen erzeugen sie Kohlensäure, und einige scheinen sogar daneben noch Wasserstoff zu bilden. In den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen wird bei Lichtzutritt Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff producirt. Wenn man die hier berührten Thatsachen überblickt, ferner aber die Verhältnisse des anatomischen Baues der pflanzlichen Organismen in Betracht zieht und berücksichtigt, dass die Pflanzenzellen mehr oder minder grosse Flüssigkeitsmengen enthalten, welche im Stande sind, Gase zu absorbiren, und dass die Gase in den Gewächsen sehr häufig Druckdifferenzen zeigen, so ist von selbst einleuchtend, dass die Gasmoleküle in den Pflanzenzellen sich gewöhnlich nicht im Zustande der Ruhe, sondern in mehr oder minder lebhafter Bewegung befinden müssen. Die Pflanzen nehmen aus den sie umgebenden Medien (Luft- Wasser, Boden) Gase auf; andererseits geben sie Gase an diese Medien ab, und endlich erfolgt im Organismus selbst ein mehr oder minder lebhafter Gasaustausch. Es ist zunächst erforderlich, bevor wir die Erscheinungen der Gasbewegung in den Pflanzen vom physiologischen Gesichtspunkte aus untersuchen, einige Bemerkungen über das physikalische Verhalten der Gase voranzuschicken.

[1]) Ich bemerke hier ausdrücklich, dass von dem Verhalten des Wassergases in den Pflanzen in diesem Kapitel noch nicht die Rede sein wird.

1. Gasabsorption durch Flüssigkeiten. Die verschiedensten Flüssigkeiten sind im Stande Gase zu absorbiren, und die Gasmenge, welche von einem gegebenen Flüssigkeitsvolumen absorbirt wird, hängt unter sonst gleichen Umständen ab von der Natur des Gases selbst sowie von derjenigen der Flüssigkeit. Mit steigender Temperatur nimmt das Absorptionsvermögen der Flüssigkeiten für Gase ab. Dagegen ist die von einer Flüssigkeit absorbirte Gasmenge dem herrschenden Druck proportional. Wenn sich nicht ein einziges Gas, sondern ein Gasgemisch mit einer Flüssigkeit in Wechselwirkung befindet, so erfolgt die Absorption proportional dem Druck, welchen jeder der Gemengtheile ausüben würde, wenn er sich allein in dem vom Gasgemenge erfüllten Raum befinden würde (partiärer Druck).

2. Gaseffusion. Von Gaseffusion redet man, wenn ein Ausgleich zwischen chemisch gleichen oder verschiedenen Gasen erfolgt, die von einander durch eine mit wirklichen Löchern versehene dünne Scheidewand getrennt sind und unter verschiedenem Druck stehen.

3. Gastranspiration. Dieselbe ist ebenso wie die Gaseffusion mit einer Massenbewegung der Gasmoleküle verbunden, und sie kommt zu Stande, wenn ein Ausgleich zwischen Gasen, die unter verschiedenem Druck stehen, durch Capillaren erfolgt.

4. Diffusion der Gase. Die Moleküle gasförmiger Körper führen so lebhafte Bewegungen aus, dass die Bahnen, welche sie beschreiben, nicht unter dem Einflusse der übrigen Gasmoleküle stehen. Gase lassen sich vollkommen mit einander mischen, und sie erfüllen einen ihnen zur Disposition gestellten Raum durchaus. Wenn zwei chemisch verschiedene Gase mit einander in Berührung gelangen und durch keine Scheidewand von einander getrennt sind, so wird weder die Bewegung der Moleküle des Gases a durch die Moleküle des Gases b, noch die Bewegung der Moleküle des Gases b durch die Moleküle des Gases a behindert, und es kommt schliesslich eine völlige Vermischung der Gastheilchen zu Stande. Es ist aber für das genauere Verständniss des Diffusionsprozesses erforderlich, auf diejenigen Verhältnisse, welche sich auf die Geschwindigkeit der Moleküle verschiedener Gase beziehen, einzugehen.

Nach der Theorie der Gase besitzen die Moleküle verschiedener Gase bekanntlich bei gleicher Temperatur eine und dieselbe lebendige Kraft. Die lebendige Kraft eines in Bewegung begriffenen Körpers kann aber gemessen werden durch seine Masse und das Quadrat seiner Geschwindigkeit. In der Volumeneinheit verschiedener Gase sind ferner, wie bekannt, unter gleichen äusseren Verhältnissen gleich viel Moleküle vorhanden. Da aber das Gewicht der Moleküle verschiedener Gase ein verschiedenes ist, so muss sich die Molekulargeschwindigkeit verschiedener Gase unter denselben äusseren Umständen umgekehrt proportional dem Quadrat ihres Molekulargewichtes verhalten.

Es ist klar, dass die Geschwindigkeit der Gasmoleküle bei dem Zu-

standekommen der Diffusionserscheinungen eine grosse Rolle spielen muss, und nach dem Gesagten ist einleuchtend, dass, wenn zwei verschiedene Gase mit einander in Wechselwirkung gerathen, die Moleküle des leichteren Gases sich schneller als diejenigen des schwereren Gases bewegen werden. Schliesslich kommt aber ein vollkommener Ausgleich der Gase zu Stande, und in einer bestimmten Volumeneinheit finden sich gleich viele Moleküle des Gases a und des Gases b vor.

In modificirter Weise wird die Erscheinung der Bewegung der Gase zur Geltung kommen, wenn zwei verschiedene Gase (z. B. Wasserstoff und Kohlensäure) nicht in unmittelbarem Contakt mit einander stehen, sondern durch eine mit sehr feinen Poren versehene trockene Scheidewand von einander getrennt sind, deren Substanz aber keine specifische Anziehungskraft auf die Gasmoleküle ausübt. Wasserstoff wird zunächst in grösserer Menge zur Kohlensäure übertreten als umgekehrt, denn die Geschwindigkeit der Wasserstoffmoleküle ist ja grösser als diejenige der schweren Kohlensäuremoleküle. In Folge dessen muss aber zwischen den Gasen, die durch die poröse Scheidewand von einander getrennt sind, eine Druckdifferenz zur Geltung kommen,[1]) so zwar, dass auf derjenigen Seite der Scheidewand, auf der sich ursprünglich nur Kohlensäure befand, der Gasdruck zunimmt, während er auf der entgegengesetzten Seite schwächer wird. Diese Druckdifferenzen suchen sich nun natürlich auszugleichen, und die Bewegung der Gase ist in dem hier speciell in Rede stehenden Falle also nicht allein auf Diffusionsvorgänge, sondern überdies auf Prozesse der Gaseffusion oder Gastranspiration zurückzuführen. Höherer Druck steigert die Molekulargeschwindigkeit der Gastheilchen keineswegs, aber er vermehrt doch die lebendige Kraft der Gasmassen, die in einem gegebenen Raum eingeschlossen sind, weil in der Volumeneinheit eines unter höherem Druck stehenden Gases absolut mehr Moleküle vorhanden sind, als in der Volumeneinheit eines Gases, welches unter geringerem Druck steht.[2])

5. Die Gasabsorption. Von der Gasabsorption durch Flüssigkeiten wohl zu unterscheiden ist derjenige Vorgang, den man schlechthin als Gasabsorption bezeichnet. Diese Gasabsorption kommt zu Stande, wenn Gase durch Scheidewände, die keine wirklichen Löcher besitzen, und deren Substanz im trockenen Zustande eine specifische Anziehungskraft auf die Gasmoleküle ausübt, von einander getrennt sind. Als Scheidewände von der erwähnten Beschaffenheit sind namentlich organisirte Membranen anzusehen, und wenngleich nicht übersehen werden darf, dass bei der Bewegung der Gase durch Membranen — welche Bewegung als eine

[1]) Solche Druckdifferenzen kommen ebenfalls zu Stande, wenn sich Diffusionsbewegungen zwischen Gasen, die nicht durch eine Scheidewand von einander getrennt sind, geltend machen; aber in diesem Fall lassen sich dieselben nicht leicht beobachten.

[2]) In modificirter Weise tritt die Diffusion der Gase auch hervor, wenn dieselben in Flüssigkeiten gelöst vorhanden sind.

besondere Form der Gasdiffusion, nämlich als Osmose, zu bezeichnen ist — die Verhältnisse der gewöhnlichen Gasdiffusion eine erhebliche Rolle spielen können, so muss hier doch die Gasabsorption, bedingt durch die specifischen Anziehungskräfte, welche die Theilchen der Scheidewand auf die Gasmoleküle ausüben, in erster Linie unsere Aufmerksamkeit fesseln. Es ist erwähnt worden, dass der Wasserstoff bei der reinen Gasdiffusion eine weit lebhaftere Bewegung als die Kohlensäure zeigt. Wenn aber Kohlensäure und Wasserstoff z. B. durch eine dünne Kautschukschicht von einander getrennt sind, so macht sich geradezu das Entgegengesetzte geltend. Die Kohlensäure wird sehr energisch von der Substanz der Scheidewand absorbirt, und sie tritt deshalb in der Zeiteinheit in weit grösserer Menge zum Wasserstoff als dieser zur Kohlensäure über. In Folge dessen wird eine Druckdifferenz zwischen den von einander getrennten Gasmassen entstehen, die sich allmählich ausgleichen kann.

§ 37. Das Verhalten der Pflanzen gegen Gase. a) Die Thallophyten. Wenn eine einzellige grüne Pflanze normalen Assimilationsbedingungen ausgesetzt ist, so nimmt sie aus dem umgebenden Medium (Luft, Wasser) Gase auf und giebt andere Gase an dasselbe ab. Vor allen Dingen interessirt uns hier die Thatsache, dass die Zelle sich der in der Luft oder dem Wasser vorhandenen Kohlensäure gegenüber wie ein Anziehungscentrum verhält. Die Kohlensäure passirt die Zellhaut[1]) und wird im Innern der grünen Zelle zerlegt. Der gebildete Sauerstoff löst sich im Zellsaft auf, aber alsbald wird der letztere nicht mehr im Stande sein, die producirten beträchtlichen Sauerstoffmengen in Lösung zu erhalten, und ein Theil des Sauerstoffgases entweicht in Folge dessen, die Membran passirend, nach aussen. Wenn unsere grüne Pflanzenzelle dem Einflusse des Lichtes entzogen wird, so wirkt sie nicht mehr als Anziehungscentrum für Kohlensäure; sie nimmt unter solchen Umständen ausschliesslich Sauerstoff aus ihrer Umgebung auf und giebt dafür Kohlensäure ab. Ganz ähnlich verhalten sich chlorophyllfreie Zellen unter allen Umständen.

Weit complicirter gestalten sich die Verhältnisse der Gasbewegung bereits, wenn man es nicht mit einem einzelligen Organismus, sondern mit Pflanzen zu thun hat, welche Zellfäden, Zellflächen oder Zellkörper darstellen. Unter diesen Umständen findet nicht allein ein Gasaustausch zwischen dem umgebenden Medium und dem Innern der Zellen statt, sondern es können ebenso Wechselbeziehungen zwischen den in den benachbarten Zellen vorhandenen Gasen hervortreten, und in einem Zellkörper befinden sich ja viele Zellen überhaupt gar nicht in unmittelbarer Berührung mit der Luft oder dem Wasser.

Man stelle sich vor, dass der eine Theil eines grünen Algenzellfadens intensiv beleuchtet werde, der andere aber nur schwaches Licht empfange.

---

[1]) Ueber diejenigen Verhältnisse, welche sich beim Durchtritt von Gasen durch pflanzliche Membranen geltend machen, werde ich mich weiter unten eingehender aussprechen.

Die Zellen jenes ersten Theiles werden viel Kohlensäure aufnehmen, in denjenigen des anderen Theiles kann aber eventuell die Energie, mit welcher die Stoffwechselprozesse verlaufen, bedeutender als die Assimilationsenergie ausfallen. Unter diesen Umständen wird der Zellsaft der intensiv beleuchteten Zellen sehr reich an Sauerstoff, derjenige der schwach insolirten Zellen aber reich an Kohlensäure sein müssen. Es ist unzweifelhaft, dass jene Zellen Sauerstoff, diese aber Kohlensäure an das umgebende Medium abgeben werden; dagegen sind wir über die Gasbewegung, welche innerhalb des Zellfadens selbst zu Stande kommt, noch gar wenig orientirt.

b) Die höheren Wasserpflanzen. Für das Verständniss der Erscheinung der Gasbewegung in den höheren Gewächsen ist es unerlässlich, die anatomischen Eigenthümlichkeiten derselben nicht aus dem Auge zu verlieren, und bei der Beurtheilung der Gasbewegung in den Wasserpflanzen, zunächst in den submersen Wasserpflanzen, sind namentlich zwei Punkte von entscheidender Bedeutung. Erstens ist es nämlich sehr wichtig, dass die Spaltöffnungen diesen Gewächsen in der Regel fehlen, und zweitens verdient dies Beachtung, dass die Wasserpflanzen ein sehr mächtig ausgebildetes System von Intercellularräumen besitzen.

In diesen Intercellularräumen müssen sich natürlich, da dieselben nicht durch Spaltöffnungen mit dem die Pflanzen umgebenden Medium in Communication stehen, erhebliche Gasmengen ansammeln,[1]) und zwar wird dies namentlich am Tage der Fall sein. Wenn submerse Wasserpflanzen von Sonnenstrahlen getroffen werden, so nehmen sie Kohlensäure aus dem Wasser auf. Der Sauerstoff, welcher in Folge des Assimilationsprozesses gebildet worden ist, kann sich in erheblichen Mengen in den weiten Intercellularräumen ansammeln, und da er nicht in dem Maasse, wie er gebildet wird, nach aussen, das Pflanzengewebe durchdringend, entweicht, sogar im Innern der Gewächse unter nicht unerheblichem Druck stehen. Wenn man von der Sonne beschienene Exemplare von *Vallisneria*, *Ceratophyllum* oder *Potamogeton* verletzt, so entweicht aus der Wunde in der That ein lebhafter Blasenstrom. Sachs[2]) hebt hervor, dass aus verwundeten Wasserpflanzen, die aber nicht unter dem Einflusse des Lichtes, sondern im Finstern unter Wasser verweilten, nur wenige Gasblasen entweichen. Daraus folgt, dass der Gasdruck im Innern der Gewächse bei Lichtabschluss weniger bedeutend sein muss als dann, wenn dieselben den Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, und diese Thatsache wird auch unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die zur Kohlensäurebildung führenden Stoffwechselprozesse im Allgemeinen weniger energisch als die von Sauerstoffbildung begleiteten Assimilationsvorgänge verlaufen, dass die Kohlensäure das Pflanzengewebe leichter als der Sauerstoff passiren kann, und dass die Kohlensäure in

---

[1]) Diese mit Gasen erfüllten Intercellularräume dienen den submersen Wasserpflanzen als Schwimmapparate.

[2]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie. pag. 245.

grösseren Mengen als der Sauerstoff vom Zellsafte aufgelöst werden kann, ganz erklärlich.

Nach dem Gesagten ist es klar, dass sich in den Intercellularräumen der unversehrten submersen Wasserpflanzen unter dem Einfluss des Sonnenlichtes eine sehr sauerstoffreiche Luft ansammeln wird. Das Gas wird allerdings zum Theil durch die Gewebe der Pflanzen entweichen, und die herrschenden Druckverhältnisse werden noch beschleunigend auf den Verlauf dieses Vorganges einwirken, aber die Energie der Assimilation ist immerhin in vielen Fällen so lebhaft, dass ein völliger Ausgleich der Druckdifferenzen nicht zu Stande kommen kann. Zur Zeit der Nacht ist der Gasdruck im Innern submerser Wasserpflanzen auf jeden Fall geringer als am Tage.[1])

c) Die höheren Landpflanzen. Die Erscheinungen der Gasbewegung in den Landpflanzen müssen sich zumal deshalb in wesentlich anderer Weise als bei den submersen Wasserpflanzen gestalten, weil jene Spaltöffnungen besitzen, welche diesen ja in der Regel fehlen. Ein Theil der im Innern der Landpflanzen vorhandenen Gase steht also unzweifelhaft mit der atmosphärischen Luft in unmittelbarer Wechselbeziehung. Ich komme hierauf weiter unten zurück, und möchte zunächst Einiges über die Beschaffenheit der im Innern der Landpflanzen vorhandenen Atmosphäre selbst bemerken.

Manche Pflanzen führen nicht nur in den Intercellularräumen schizogenen Ursprungs und den Holzelementen der Gefässbündel Gase, sondern ihr Gewebe umschliesst überdies noch grössere Hohlräume, in denen sich beträchtliche Gasmengen ansammeln können. Ich habe hier natürlich die mit Luft erfüllten Räume in den hohlen Stengeln, Blättern und Früchten vieler Pflanzen (Gramineen, Umbelliferen, Cucurbitaceen, *Allium Cepa* etc.) im Auge, und will gleich bemerken, dass die in jenen Hohlräumen vorhandenen Gase, wie die chemische Untersuchung derselben ergeben hat, häufig relativ reich an Kohlensäure (zuweilen ist der Kohlensäuregehalt = 2 — 4 %) sind, eine Erscheinung, welche sich leicht erklärt, wenn man bedenkt, dass im lebenden Pflanzengewebe stets Kohlensäure producirt wird, und dass der Austausch zwischen der atmosphärischen Luft und den Gasen im Innern der Landpflanzen immer mit mehr oder minder grossen Schwierigkeiten verbunden ist.[2])

Mit Bezug auf die in den Elementen des Holzkörpers der Pflanzen vorhandenen Luft ist zu bemerken, dass dieselbe allerdings zu Zeiten schwacher Transpiration der Gewächse, zumal dann, wenn aus der Wurzel

---

[1]) Gewissermaassen in der Mitte zwischen den submersen Wasserpflanzen und den Landpflanzen stehen in der hier in Rede stehenden Beziehung solche Wasserpflanzen, welche auf dem Grunde der Gewässer wurzelnd, ihre Blätter und Blüthenstände erst später über die Oberfläche des Wassers emporheben.

[2]) Zwischen den Gasmassen in verschiedenen Regionen ein und desselben grösseren Hohlraumes müssen häufig reine Diffusionsbewegungen stattfinden.

eine reichliche Saftmenge in den Stamm hineingepresst wird, unter positivem Druck stehen kann. Aber unter anderen Verhältnissen steht die Luft im Holz, und dies verdient besondere Beachtung, unter negativem Druck.[1])

Höhnel hat die Stammgebilde sehr verschiedener holziger und krautiger Pflanzen unter Quecksilber durchschnitten, und es zeigte sich, dass das Quecksilber sofort bis zu bedeutender Höhe (bei *Robinia Pseudoacacia* z. B. einmal bis zu einer Höhe von mehr als 50 Centim.) in die geöffneten Gefässe emporstieg. Ebenso hat Sachs den Nachweis geliefert (pag. 322 seiner soeben citirten Abhandlung), dass die Holzzellen der Nadelhölzer, welche bekanntlich nach den neuesten Untersuchungen bestimmt nicht durch offene Kanäle der gehöften Tüpfel unter einander in Verbindung stehen, verdünnte Luft führen können. Aber dieser negative Druck der Gase in den Holzelementen kann nur dann zu Stande kommen, wenn die Pflanzen mehr oder minder stark transpiriren, denn unter solchen Verhältnissen verschwindet das vorher in den Holzgefässen und Holzzellen vorhanden gewesene Wasser schnell, und dieselben führen reichliche Mengen verdünnter Luft. Wenn dagegen die Transpiration sehr deprimirt wird, so nimmt der Wassergehalt in den capillaren Hohlräumen des Holzkörpers zu, und das von unten emporgepresste Wasser comprimirt die vorhandenen Gasmengen. Dass die Capillaren des Holzes wegsam für Gase sind, und die Vorgänge der Gastranspiration auch in der Pflanze selbst zu Stande kommen können, ist unzweifelhaft, denn es gelingt unter Benutzung geeigneter Apparate, Luft durch die Holzgefässe der verschiedensten Gewächse hindurchzupressen.

Die Thatsache, dass die Gase in den cellularen Lufträumen der Pflanzen unter Umständen einen sehr bedeutenden negativen Druck zeigen können, führt schon bei einiger Ueberlegung von vornherein zu der Vermuthung, dass die Gase in den Holzelementen nicht in direkter Communication mit den Gasen der Intercellularräume stehen können. Die letzteren endigen ja bei den höheren Landpflanzen mit den Spaltöffnungen, und man sollte meinen, dass, wenn im Organismus wirklich offene Communication zwischen den cellularen Lufträumen und den Intercellularräumen bestände, die Druckdifferenz zwischen der atmosphärischen Luft und den Gasen der cellularen Räume niemals eine so bedeutende Grösse erreichen könnte, wie dies thatsächlich der Fall ist. Höhnel[2]) hat wirklich nachgewiesen, dass von einer offenen Verbindung zwischen cellularen Lufträumen und Intercellularräumen nicht die Rede sein kann. Man hat daher in den Pflanzen zwischen zwei von einander getrennten Systemen von Lufträumen

[1]) Vergl. Höhnel in Haberlandt's wissensch. prakt. Untersuchungen auf d. Gebiete des Pflanzenbaues. Bd. 2. pag. 89, und Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 12, H. 1. Ferner vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2, pag. 321.

[2]) Vergl. Höhnel's zuletzt cit. Abhandl. in Pringsheim's Jahrb. u. Bot. Ztg. 1879, No. 34.

zu unterscheiden. Im cellularen System können die Gase unter Umständen unter sehr hohem oder sehr geringem Druck stehen; im intercellularen System werden die Gase fast immer annähernd Atmosphärendruck zeigen. Die Gase aus den Räumen des einen dieser Systeme können in die Lufträume des andern übergehen, wenn sie die zwischen beiden Systemen vorhandenen Zellen passiren.

Suchen wir uns nach diesen Erörterungen über die Luft im Innern der Gewächse, eine Vorstellung über die Wechselwirkung zwischen den Gasen in den Pflanzen und denjenigen der Atmosphäre zu bilden, so ist zunächst die Thatsache, auf deren Bedeutung wir bereits hinwiesen, von Wichtigkeit, dass das intercellulare Luftsystem der meisten höheren Landpflanzen durch viele Spaltöffnungen (Luft- und Wasserspalten) sowie durch Lenticellen mit der Atmosphäre in offener Communication steht. Es können sich somit die in Folge von chemischen Prozessen, Temperaturverhältnissen etc. zwischen der Luft in den Intercellularräumen und der Atmosphäre eventuell vorhandenen Druckdifferenzen durch Gaseffusion ausgleichen, aber für die richtige Beurtheilung dieser Druckausgleichung ist es von Belang, zwei Momente nicht aus dem Auge zu verlieren. Einerseits ist nämlich zu erwähnen, dass die Spaltöffnungen vieler Pflanzen sehr eng sind, und andererseits weiss man, dass verschiedene äussere Einflüsse ein Schliessen der Luftspalten zur Folge haben. Diese Verhältnisse müssen den Gasaustausch zwischen der Luft in den Gewächsen und der Atmosphäre nicht unerheblich erschweren.[1][2]

Ueberblickt man das Gesagte, so muss sofort die Frage auftauchen, ob der Gasaustausch zwischen der Luft im Innern der Pflanzen und der Atmosphäre nicht auch unter Vermittelung der Membranen geschlossener Zellen erfolgen kann. Dass Gase, die unter Druck stehen, die Membranen der Mark- sowie Holzzellen, wenn auch langsam, passiren können, ist von Wiesner in seiner in der vorletzten Anmerkung citirten Abhandlung gezeigt worden. Besonderes Interesse beansprucht hier aber für uns die Frage, ob Gase im Stande sind, die unversehrten Epidermiszellen zu durchdringen, und ob dies auch möglich ist, wenn die Gase nicht unter Druck stehen.

Barthélemy hat in seiner citirten Abhandlung in der That den

[1]) Barthélemy (Annl. d. sc. nat., 5. ser., Tom. 19, pag. 131) giebt an, dass sich selbst geschlossene Spaltöffnungen öffnen und Gase durchlassen, wenn der in den Intercellularräumen herrschende Druck grösser als der Druck ist, unter dem die Gase in der Atmosphäre stehen. Wenn dagegen im Innern der Pflanze ein geringerer Druck als ausserhalb derselben herrscht, so lassen die Spaltöffnungen meist keine Gase in das Innere der Gewächse eintreten, in dem sie sich schliessen sollen. Mit dieser letzteren Angabe stehen einige Beobachtungsresultate Wiesner's im Widerspruch (Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien. Bd. 79, Aprilheft. Separatabdruck, pag. 38). Uebrigens giebt Barthélemy an, dass die grossen Spaltöffnungen der Blätter von *Nelumbium speciosum* Gase in jeder Richtung leicht durchtreten lassen.

[2]) H. v. Mohl (vergl. Botan. Zeitung, 1856, pag. 697) fand, dass die Luftspalten sich im Dunkeln schliessen, im Licht aber öffnen. Bei sehr vielen Pflanzen (Gräsern) bewirkt Benetzung der Oberfläche der Gewächse ein Schliessen der Luftspalten.

Nachweis geliefert, dass durch getrocknete Blätter von Begonien, welche bekanntlich nur auf der Unterfläche Stomata besitzen, Gase passiren können, und zwar ergab sich dabei, dass sich die Blattsubstanz den Gasen gegenüber ähnlich wie Kautschuk verhält. Die Kohlensäure passirte die trockenen Blätter viel schneller als der Sauerstoff, und dieser wurde leichter als Stickstoff durchgelassen. Ebenso hat Müller[1]) beobachtet, dass die Kohlensäure solche Blätter, deren Spaltöffnungen durch elektrische Reize geschlossen worden waren, in grösseren Mengen durchwandert, als es die atmosphärische Luft vermag. Die Substanz der Zellmembranen wirkt also unzweifelhaft absorbirend auf Gase ein, und sie verhält sich in dieser Hinsicht gerade wie Kautschuk nicht allen Gasen gegenüber in derselben Weise. Bei den mit Wasser imbibirten Membranen der lebenden Zellen kommt noch hinzu, dass das Wasser lösend auf die Gase einwirkt, und gerade die Kohlensäure wird ebenfalls vom Wasser in relativ bedeutenden Quantitäten aufgenommen.

Zieht man noch in Erwägung, dass die Gase, welche in das Innere der spaltöffnungsfreien Wasserpflanzen eingedrungen sind, die Zellen derselben auf alle Fälle passirt haben müssen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, dass nicht nur durch die Spaltöffnungen der Epidermis der Landpflanzen, sondern ebenso durch die cuticularisirten Membranen der Epidermiszellen selbst, Gase in das Innere der Gewächse eindringen, und insbesondere ist es wichtig, dass die Kohlensäure, welche für den Assimilationsprozess in reichlichen Quantitäten in den Zellen zur Disposition stehen muss, die Membranen in beträchtlichen Mengen durchwandert.

Da die cellularen Lufträume mit den intercellularen Lufträumen, wie angegeben worden ist, nicht in offener Communication stehen, und da, was besonders wichtig ist, die Gase in den cellularen Räumen bei lebhafterer Transpiration der Gewächse unter negativem Druck, diejenigen der Intercellularräume aber mehr oder weniger unter Atmosphärendruck stehen, so wird der Ausgleich der Druckdifferenzen zwischen der Luft jener verschiedenen Systeme, wenn derselbe überhaupt zu Stande kommt, durch geschlossene Membranen erfolgen müssen. Uebrigens werden die Membranen der Holzelemente, wie Höhnel's Angaben in seiner in Pringsheim's Jahrbüchern veröffentlichten Abhandlung zeigen, erst permeabel für Gase, wenn sie unter hohem Druck stehen, wenn der negative Druck in den Holzelementen also ein bedeutender geworden ist.

Es betheiligen sich aber durchaus nicht in allen Fällen Druckkräfte bei dem Zustandekommen der Gasbewegung im Innern der Gewächse. Wenn in Folge der Stoffwechselvorgänge oder des Assimilationsprozesses der Gleichgewichtszustand zwischen den Gasen in den Pflanzen gestört worden ist, so sucht sich derselbe vielmehr häufig genug wesentlich unter Vermittelung von Diffusionsvorgängen, wobei die mit Flüssigkeit imbibirten Zellen eine wichtige Rolle spielen, wieder herzustellen.

[1]) Vergl. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. 1873, pag. 36.

Sechstes Kapitel.
Die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen.

§ 38. Der Wassergehalt der Pflanzen. — Die Gewächse bedürfen des Wassers nothwendig zu ihrer normalen Entwicklung. Allerdings kann man vielen Pflanzen oder Pflanzentheilen das Wasser fast völlig oder gar gänzlich entziehen, ohne dass dieselben ihre Lebensfähigkeit einbüssen: aber eine freudige Entwicklung des vegetabilischen Organismus ist ohne die Gegenwart hinreichend grosser Wassermengen nicht möglich. Viele Algen, Pilzsporen, Flechten und Samen verharren in der Natur lange Zeit hindurch im wasserarmen Zustande. Ihre Vegetation ist dann aber auch sistirt; dieselbe kommt erst nach erfolgter Aufnahme grösserer Wasserquantitäten zur Geltung.

Die Wassermengen, welche die einzelnen Gewächse und die einzelnen Theile derselben enthalten, sind sehr verschiedene. Viele grüne Blätter und Stengeltheile bestehen etwa zu 75 % ihres Lebendgewichts aus Wasser. Die Runkelrübenblätter enthalten sogar unter Umständen mehr als 90 % Wasser. Ebenso sind die Knollen und Wurzeln mancher Pflanzen sowie gequollene Samen sehr wasserreich. Weniger Wasser als die genannten Pflanzentheile enthalten die Holzmassen unserer Bäume, manche Blattgebilde, viele Haare und Emergenzen, sowie manche reife Früchte und Samen.

Es ist selbstverständlich, dass der Wassergehalt eines bestimmten Pflanzentheiles sich in hohem Grade abhängig erweist von den äusseren Bedingungen, denen derselbe ausgesetzt ist. Am Tage werden die Glieder transpirirender Gewächse z. B. im Allgemeinen wasserärmer als zur Zeit der Nacht sein, und es müssen überhaupt alle diejenigen Bedingungen, welche den Transpirationsprozess deprimiren, eine Steigerung des Wassergehaltes der Pflanzenzellen herbeiführen. Weiter ist es aber auch gewiss, dass der Wassergehalt der Pflanzentheile während der einzelnen Entwicklungsstadien derselben Schwankungen zeigt, die keine direkten Beziehungen zu äusseren Einflüssen erkennen lassen, sondern durch die Organisationsverhältnisse der Gewächse bedingt werden. Man hat früher wohl behauptet, dass der procentische Wassergehalt der Pflanzentheile mit zunehmendem Alter derselben stets sinke; die Unhaltbarkeit einer derartigen Auffassungsweise ist aber kürzlich von Höhnel[1]) dargethan worden, indem derselbe feststellte, dass viele Blätter das absolute Maximum ihres Wassergehaltes erst nach völliger Evolution zeigen. Einige Blätter verhalten sich allerdings anders.

Es ist bereits betont worden, dass eine normale Vegetation nur bei Gegenwart hinreichender Wassermengen zu Stande kommen kann. Von

---

[1]) Vergl. Höhnel, Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. Bd. 1. pag. 299.

der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugt man sich leicht, wenn man in Erwägung zieht, welche wichtigen Functionen das Wasser im lebenden vegetabilischen Organismus zu erfüllen hat. Das Wasser findet neben anderen Substanzen bei der Bildung organischer Körper Verwendung. Das Wasser dient als allgemeines Lösungsmittel, und seine Gegenwart ermöglicht erst das Zustandekommen der für die Stoffwechsel- und Wachsthumsprozesse in den Pflanzenzellen so bedeutungsvollen osmotischen Vorgänge und Imbibitionserscheinungen. Ohne die Anwesenheit hinreichender Wasserquantitäten kann die Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma nicht zu Stande kommen, und daher beobachtet man z. B., dass lufttrockene Samen nicht keimen. Erst nach erfolgter Quellung machen sich in den Samen diejenigen Stoffwechselprozesse geltend, welche das Wachsthum des Embryo schliesslich herbeiführen.

§ 39. Allgemeines über die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen. — Gewächse, welche gar nicht oder schwach transpiriren, also untergetauchte Wasserpflanzen, subterran lebende Gewächse und vegetabilische Organismen, die sich allerdings in Berührung mit der atmosphärischen Luft befinden, aber in Folge eigenthümlicher Organisationsverhältnisse höchstens geringe Feuchtigkeitsmengen an dieselbe abgeben,[1]) werden fast ausschliesslich oder nur dann Wassermengen von aussen aufnehmen, wenn im Organismus in Folge der Bildung organischer Stoffe oder des Wachsthumsprozesses Wasser verbraucht worden ist.

Neben dieser langsamen Wasserbewegung macht sich in vielen Pflanzen eine rapide Wasserströmung geltend, die dahin führt, dass den Organismus in kurzer Zeit Flüssigkeitsmassen durchwandern, deren Gewicht und Volumen weit beträchtlicher als dasjenige der Pflanzen selbst ist. Gewächse nämlich, welche Blätter von zarter Structur und erheblicher Flächenentwicklung besitzen, müssen an die Atmosphäre, wenn sie sich mit derselben in Berührung befinden, bedeutende Wasserquantitäten abgeben. In Folge der Transpiration werden die Blätter wasserärmer; sie suchen daher den Zweigen, von welchen sie getragen werden, Wasser zu entziehen. Diese sind dann bestrebt, den Feuchtigkeitsverlust ebenfalls wieder zu decken, und auf diese Weise entsteht in den Pflanzen in Folge der Transpiration eine lebhafte Wasserströmung. Wenn die Transpiration zur Geltung kommt, und die Pflanzen bedeutende Wassermengen verlieren, so müssen sie, um frisch und turgescirend zu bleiben, entsprechende Feuchtigkeitsmengen von aussen aufnehmen.

Sowohl die langsame, durch Neubildung organischer Körper in den Pflanzenzellen oder durch Wachsthumsprozesse bedingte Wasserströmung, als auch die in Folge der Transpiration zur Geltung kommende lebhafte Wasserströmung, führen schliesslich eine Wasseraufnahme seitens der Pflanze herbei, und in beiden Fällen ist es der Verbrauch des im

[1]) Dies ist zumal bei Cacteen, manchen Euphorbiaceen und Crassulaceen der Fall.

Organismus vorhandenen Wassers, welcher als letzte Ursache dieser Wasseraufnahme angesehen werden muss. In anderen Fällen hat ein derartiger Verbrauch des in den Pflanzenzellen bereits vorhandenen Wassers mit der Wasseraufnahme nichts zu thun. Wenn z. B. in den Wurzelzellen schwach transpirirender Gewächse bedeutende Druckkräfte entwickelt werden, oder wenn Samen, die sich in Contact mit Wasser befinden, Quellungserscheinungen zeigen, so setzt das Zustandekommen dieser Prozesse eine Wasseraufnahme seitens der Pflanzentheile voraus, die zu einem Wasserverbrauch im erwähnten Sinne nicht in Beziehung steht, sondern deren Ursachen in osmotischen Prozessen und Imbibitionsvorgängen zu suchen sind.

Das Wasser wird von den Gewächsen in verschiedenen Formen und durchaus nicht immer mit Hülfe derselben Organe aufgenommen. Ich habe mich selbst mit eingehenden Untersuchungen über die Wasseraufnahme seitens der Pflanzen beschäftigt, und ich verweise denjenigen Leser, der sich speciell mit dem Studium der in dem folgenden Paragraphen kurz zu behandelnden Verhältnisse beschäftigen will, auf meine bezüglichen Abhandlungen.[1])

§ 40. Die Aufnahme tropfbar-flüssigen Wassers seitens der Pflanzen. — a) Wasseraufnahme der Wurzeln. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme seitens der Wurzeln, wenn sich diese Organe nicht im Boden, sondern im Wasser entwickeln.[2]) Es stellen sich der Wasseraufnahme dann keine weiteren Schwierigkeiten in den Weg.[3]) Viel verwickelter werden die Erscheinungen, wenn sich die Wurzeln in Berührung mit Bodenmassen befinden.[4]) Die einzelnen Bodenelemente (Skelett- und Feinerdetheilchen) lassen zwar Hohlräume zwischen sich, die zu bestimmten Zeiten mit Wasser angefüllt sein können, welches

[1]) Vergl. Detmer, Wollny's Forschungen auf dem Gebiete d. Agrikulturphysik Bd. I, Heft 2, und Journal f. Landwirthschaft, 27. Jahrgang, pag. 91.

[2]) Hier sei erwähnt, dass die Wassermenge, welche die Wurzeln in bestimmter Zeit aufnehmen, sich von verschiedenen Momenten abhängig erweist. Einerseits wird sie natürlich bestimmt durch die Ausgiebigkeit im Verlaufe derjenigen Prozesse, welche die Wasseraufnahme überhaupt herbeiführen können (Transpiration etc.). Andererseits ist aber zu erwähnen, dass die Geschwindigkeit, mit der die Imbibitionsprozesse, welche die Wasseraufnahme seitens der Wurzelzellen bedingen, zur Geltung kommen, wie bekannt, im hohen Grade abhängig von Temperaturverhältnissen und der Concentration der zur Disposition stehenden Flüssigkeit ist.

[3]) Ebenso gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme für die Luftwurzeln, die bekanntlich bei Baumfarnen, Aroideen und Orchideen etc. vorkommen, sehr einfach. Das den genannten Organen direkt oder in Folge von Thaubildung zugeführte Wasser kann ohne Schwierigkeiten von denselben aufgenommen werden.

[4]) Dasjenige, was im Folgenden gesagt wird, hat ebenso Bedeutung für die Beurtheilung derjenigen Vorgänge, die sich bei der Wasseraufnahme solcher Pflanzen geltend machen, die, wie z. B. die Muscineen, keine Wurzeln, sondern nur Wurzelhaare besitzen. Ferner wird es hier keiner besonderen Auseinandersetzungen über die Wasseraufnahme der Thallophyten (Algen und Pilze) und der parasitisch lebenden Pflanzen bedürfen.

dann natürlich auch von den Wurzeln aufgenommen wird, aber viele Pflanzen, z. B. die meisten unserer Culturgewächse, gedeihen in einem völlig mit Wasser durchtränkten Boden nicht normal, sondern entwickeln sich nur dann üppig, wenn die Hohlräume des Bodens wenigstens für gewöhnlich Luft und keine Flüssigkeit enthalten. Somit leuchtet ein, dass die Wasser aufnehmenden Wurzelzellen (Wurzelhaare etc.) die Fähigkeit besitzen müssen, den compacten Bodenbestandtheilen Feuchtigkeitsmengen zu entziehen. Die Skelett- und Feinerdepartikelchen umgeben sich, wenn sie mit Wasser in Wechselwirkung gerathen, mit Flüssigkeitshüllen. Sie halten das Wasser durch Adhäsionskräfte fest, und die Wurzeln können die Flüssigkeit erst nach Ueberwindung dieser Kräfte aufsaugen. Die sich unmittelbar bei der Wasseraufnahme seitens der Wurzeln geltend machenden Prozesse sind immer der Hauptsache nach Imbibitionsvorgänge. Transpiriren die Gewächse stark, so wird den Wurzelzellen das Wasser, welches sie bereits aufgenommen, schnell entzogen. Die Imbibitionsfähigkeit der Membranen der Wurzelzellen kann sich in Folge dessen aufs Neue geltend machen, und die Wasserverdunstung der Pflanzen ruft auf diesem Wege eine fortdauernde Wasseraufnahme aus dem Boden hervor. Bei schwacher oder gänzlich unterdrückter Transpiration der Gewächse kommen sehr häufig in den Wurzelzellen selbst, wie später eingehender gezeigt werden soll, Druckkräfte zu Stande. Dieselben verdanken osmotischen Vorgängen ihre Entstehung, und man sieht also bei einiger Aufmerksamkeit, dass den Membranen der aufsaugenden Wurzelzellen unter bestimmten Umständen auch durch osmotische Prozesse Wasser entzogen werden kann, welcher Vorgang ebenfalls schliesslich zu einer erneuten Flüssigkeitsaufnahme von aussen führen muss.

Es ist bereits oben betont worden, dass sich die Bodenpartikelchen in Contact mit Wasser mit Flüssigkeitshüllen umgeben. Die gröberen Bodenelemente werden natürlich relativ weniger Wasser in Folge von Adhäsionswirkungen festhalten als die feineren, und überdies ist zu bemerken, dass die einzelnen Theile der die Bodenelemente umgebenden Wasserhüllen von denselben nicht mit gleicher Energie angezogen werden. Auf die Theilchen der äusseren Regionen der Wasserhüllen üben die Bodenpartikelchen schwächere Anziehungskräfte als auf diejenigen aus, welche ihnen näher liegen, und diese letzteren können ihnen in Folge dessen nicht so leicht wie die ersteren entzogen werden. Je feinkörniger das Bodenmaterial, je grösser also die zur Wirkung kommende Gesammtoberfläche des Bodenmaterials ist, um so grössere Wassermengen werden von diesem letzteren mit relativ beträchtlicher Kraft festgehalten. Zur Begründung des Gesagten führen wir die Resultate einiger von Sachs[1]) angestellter Beobachtungen an.

Einer Tabakspflanze, die sich in einem aus grobkörnigen Sande bestehenden Bodenmaterial entwickelte, wurde, als sie eine beträchtliche

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie d. Pflanzen. pag. 173.

Grösse erreicht hatte, kein Wasser mehr zugeführt. Als die Pflanze welkte, enthielt der Boden noch 1,5 % Wasser. Der Sand (bei 100° C. getrocknet) vermochte 20,8 % Wasser festzuhalten. Eine zweite Tabakpflanze, welche sich unter ähnlichen Verhältnissen wie die erste, aber in einem Lehmboden wurzelnd, entwickelt hatte, welkte, als derselbe noch 8 % Wasser enthielt. Der absolut trockene Lehmboden war im Stande, 52,1 % Wasser durch Adhäsionswirkung festzuhalten.

Das Welken der Pflanzen darf übrigens nicht als Zeichen des gänzlichen Aufhörens der Wasseraufnahme seitens der Pflanzenwurzeln angesehen werden. Nur dies ist sicher, dass welkende Gewächse mehr Wasser durch die Transpiration verlieren, als sie aufzunehmen vermögen. Werden welke Pflanzen vor einer ferneren lebhaften Wasserverdunstung geschützt, so erlangen sie ihre Turgescenz alsbald wieder.

Unter Berücksichtigung des hier Gesagten drängt sich die Frage auf, ob die Pflanzenwurzeln im Stande sind, aus dem Boden tropfbar-flüssiges Wasser, welches ihm in Folge seines Condensationsvermögens für Wassergas zugeführt worden ist, aufzunehmen. Jeder feste Körper ist bekanntlich im absolut trockenen Zustande befähigt, Wassergas zu tropfbarflüssigem Wasser zu verdichten. Das Condensationsvermögen verschiedener Bodenarten ist sehr verschieden, und namentlich sind natürlich die besonders feinerdereichen Böden dazu befähigt, grössere Wassermengen auf die angegebene Weise zu binden.[1]) In der Natur können die Böden unter dem Einflusse der Sonnenstrahlen, wie die Untersuchungen von A. Mayer[2]) gezeigt haben, in der That so weit austrocknen, dass ihr Condensationsvermögen zur Geltung kommt. Noch vor wenigen Jahren hat man dem Condensationsvermögen des Bodens für Wassergas eine grosse Bedeutung für die Vegetation zugesprochen, und man glaubte, dass das von den Bodenpartikelchen verdichtete Wasser von den Pflanzenwurzeln aufgenommen werden könne. Zu einer solchen Anschauung führten namentlich die Resultate einiger Experimente, sowie gewisse allgemeine Erwägungen über die Wasserbilanz der Gewächse. Neuere experimentelle Untersuchungen haben aber mit aller Sicherheit ergeben, dass die Pflanzenwurzeln keineswegs im Stande sind, dem Boden sein Condensationswasser zu entziehen.

A. Mayer[3]) füllte Blumentöpfe mit Sand, Sägespähnen oder Mergel an, setzte Erbsenkeimlinge in das Bodenmaterial ein und brachte die Erbsenpflanzen, nachdem sie sich kräftig entwickelt hatten, unter Verhältnisse, welche eine bedeutendere Transpiration der Gewächse nicht ermöglichten. Dem Boden wurde kein Wasser mehr zugeführt.[4]) Die Pflanzen verloren

[1]) Ueber die Verhältnisse, welche sich auf das Condensationsvermögen des Bodens für Wassergas beziehen, habe ich mich in meinen naturwissensch. Grundlagen d. allgem. landwirthsch. Bodenkunde, 1876, pag. 231, eingehend ausgesprochen.

[2]) Vergl. A. Mayer, Fühling's landwirthschaftl. Zeitung. 1875. pag. 93.

[3]) Vergl. A. Mayer, Fühling's landwirthschaftl. Zeitung 1875. pag. 93.

[4]) Auch Thaubildung war in dem Raume, in welchem die Pflanzen verweilten, ausgeschlossen.

ihre Turgescenz allmählich, und als sie dem Absterben nahe waren, wurden die Versuche unterbrochen. Das Bodenmaterial wurde aus den Töpfen herausgenommen und auf seinen Feuchtigkeitsgehalt geprüft.

	Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, bei welchem die Pflanzen welkten.	Der Boden gab in einer nahezu dunstgesättigten Atmosphäre Feuchtigkeit ab.	Condensationsvermögen des absolut trockenen Bodens.
Sand	1,3%	0,14% (1½ Std.)	0,3%
Sägespäne	33,3 „	1,80 „ (3 „)	16,3 „
Mergel	4,7 „	0,30 „ (4 „)	1,9 „

Als die Pflanzen dem Absterben nahe waren enthielt das Bodenmaterial also noch so viel Feuchtigkeit, dass an die Condensation von Wassergas nicht zu denken war; vielmehr gaben die Bodenmassen selbst an eine fast mit Wassergas gesättigte Atmosphäre noch Wassergas ab. Ich habe über die hier berührten Verhältnisse ebenfalls Untersuchungen angestellt[1]) und gefunden, dass die Pflanzen selbst dann nicht im Stande sind, dem Boden mit Hülfe ihrer Wurzeln Condensationswasser zu entziehen, wenn die Transpiration ihrer oberirdischen Organe auf das äusserste deprimirt ist. Wird dem Boden kein Wasser zugeführt, so welken die Pflanzen unter solchen Verhältnissen sehr allmählich, aber die Erdmassen geben, wenn die Gewächse dicht vor dem Absterben stehen, noch immer nicht unbeträchtliche Feuchtigkeitsmengen an eine nahezu mit Wassergas gesättigte Atmosphäre ab.

Ein ganz eigenthümliches Verhalten zeigen die Wurzeln solcher Pflanzen der Bodenfeuchtigkeit gegenüber, wie ich feststellen konnte,[2]) deren oberirdische Theile von fleischiger Natur sind, schwach transpiriren und deshalb stets viel Wasser enthalten. Derartiges ist z. B. bei *Sedum-*, *Opuntia-* und *Echinopsis*-Arten etc. der Fall. Ich habe gefunden, dass die Wurzeln dieser Pflanzen, wenn der Boden, in welchem dieselben sich entwickelten, so weit ausgedörrt ist, dass er sein Condensationsvermögen in Contact mit wassergashaltiger Luft geltend macht, in derselben wassergasreichen Atmosphäre noch Feuchtigkeit abgeben. Die Resultate der angeführten Beobachtungen führen aber zu dem Schluss, dass Gewächse, die in Folge ihrer gesammten Organisationsverhältnisse stets sehr wasserreich sind, dem stark ausgetrockneten Boden ebenfalls kein Wasser entziehen, welches er durch sein Condensationsvermögen fixirt hat. Vielmehr entzieht der wasserarme Boden dem wasserreichen Gewebe der Wurzeln Feuchtigkeit. Wir gelangen also zu dem merkwürdigen Ergebnisse, dass das Wasser sich in den untersuchten Pflanzen — und ihnen analog mögen sich noch manche andere verhalten — zu Zeiten grosser Trockenheit nicht nur zu den Transpirationsorganen hin bewegt, sondern dass sich überdies ein Wasserstrom in den Gewächsen geltend macht, dessen Richtung derjenigen der in stark transpirirenden Pflanzen hervortretenden Wasserströmung geradezu entgegengesetzt ist.

---

[1]) Vergl. Detmer, Wollny's Forschungen auf d. Gebiete der Agrikulturphysik. Bd. 1. Heft 2.

[2]) Vergl. Detmer, Journal f. Landwirthschaft. 27. Jahrgang. pag. 100.

b) Wasseraufnahme der Blätter. — Die Blätter sind nicht eigentlich als Organe der Wasseraufnahme anzusehen, denn sie haben vor allen Dingen ganz andere physiologische Functionen zu erfüllen. Es lässt sich in der That sehr leicht auf experimentellem Wege feststellen, dass Gewächse durchaus normal gedeihen können, wenn ihre Blattoberflächen vor jeder äusserlichen Benetzung geschützt bleiben, und nur die Wurzeln mit hinreichend grossen Feuchtigkeitsmengen in Berührung gerathen. Immerhin ist aber die Frage, ob die Blattgebilde im Stande sind, tropfbarflüssiges Wasser von aussen aufzunehmen, nicht ohne Interesse.

Die experimentelle Behandlung des hier berührten Gegenstandes ist mit manchen Schwierigkeiten verbunden, und diesem Umstand muss es auch wohl zugeschrieben werden, dass jene Frage von verschiedenen Beobachtern in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden ist. Ich gehe hier nicht weiter auf die Literatur über die in Rede stehenden Verhältnisse ein, sondern bemerke nur, dass nach den neueren Untersuchungen und auch nach den Beobachtungen, welche ich in verschiedenen bereits in diesem Paragraphen citirten Abhandlungen mitgetheilt habe, die unversehrten Blattoberflächen in der That die Fähigkeit besitzen, tropfbar-flüssiges Wasser, mit dem sie in Contact gerathen, aufzunehmen.[1])

Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse der Wasseraufnahme seitens der Blätter, wenn sich dieselben unter Wasser befinden. Die Epidermis submerser Blätter erscheint meistens spaltöffnungsfrei; ebenso führt die Cuticula kein Wachs, und der Wasseraufnahme, die allerdings für den in Rede stehenden Fall höchstens in sehr beschränktem Maasse zur Geltung kommen kann, stellen sich keine Schwierigkeiten entgegen. Dagegen erschweren die in und auf der Cuticula der sich mit Luft in Berührung befindenden Blätter vorhandenen Wachsmengen die Wasseraufnahme in hohem Grade.

Werden mit Wachsüberzügen versehene Blätter unter Wasser getaucht, so macht sich ein sehr schönes Phänomen geltend. Die Pflanzentheile erscheinen nämlich von einer bald mehr, bald minder deutlichen, silberglänzenden Schicht überzogen, die nur hier und dort das Grün des Chlorophyllfarbstoffes hervortreten lässt. Die Ursache dieser Erscheinung ist darin zu suchen, dass die Wachsmengen nicht benetzbar sind, und das Licht nun in Folge des Vorhandenseins einer Luftschicht zwischen der Blattsubstanz und dem Wasser eine totale Reflexion erfährt. Entfernt man die Blätter aus dem Wasser, so sieht man, dass die Cuticula über dem Blattparenchym in der That keine Benetzung erfahren hat; nur an denjenigen Theilen der Blätter, die unter Wasser grün erschienen, an den grösseren Blattnerven sowie an etwa vorhandenen Haaren, hängen in perlenschnurartiger Anordnung Wassertropfen. Verharren die Blätter längere Zeit unter Wasser, so

[1]) Die Blätter können übrigens nur dann Wasser von aussen aufnehmen, wenn ihr Gewebe nicht bereits mit Wasser völlig gesättigt ist. Blätter, die man von sehr schwach transpirirenden Pflanzen abschneidet, sind unfähig, weitere Wassermengen zu absorbiren.

verschwindet der erwähnte Silberglanz allmählich, und die Flüssigkeit adhärirt an der gesammten Blattfläche.

Werden aber Pflanzentheile, die man mit Wasser in Berührung bringt, von demselben direkt oder nach einiger Zeit benetzt, so wird die Flüssigkeit — dies kann a priori angenommen werden — auch in die Zellmembranen selbst eindringen. In der That wird die Richtigkeit dieser Voraussetzung durch die Resultate bezüglicher Untersuchungen, die von Eder[1]) durchgeführt worden sind, bestätigt. Die Experimente des genannten Beobachters haben ergeben, dass die spaltöffnungsfreie, aber wachshaltige Epidermis mancher Blätter in Berührung mit Wasser erst nach Verlauf mehrerer Tage permeabel für die Flüssigkeit wird, während die Epidermis anderer Blätter das Wasser bereits nach Verlauf kurzer Zeit aufzunehmen im Stande ist. Uebrigens habe ich in verschiedenen Abhandlungen darauf hingewiesen, dass die Spaltöffnungen, wenn sie vorhanden, nicht ganz ohne Bedeutung für die Vorgänge der Wasseraufnahme seitens der Blätter erscheinen.

Die physiologische Bedeutung des Prozesses der Wasseraufnahme seitens der Blätter ist, wie bereits angedeutet, keine erhebliche. Beachtung verdient aber dennoch, dass die Blätter zumal am Abend, wenn die Pflanzen mehr oder minder welk erscheinen, und wenn nun Thau fällt, gewisse Flüssigkeitsmengen, mit denen ihre Oberfläche in Berührung gelangt, aufzusaugen vermögen.

Das bisher Gesagte bezog sich immer nur auf das Verhalten der Blattspreite dem Wasser gegenüber. Es muss deshalb noch bemerkt werden, dass auch der Blattstiel nach erfolgter Benetzung im Stande ist, gewisse Feuchtigkeitsmengen zu absorbiren. Ferner ist zu erwähnen, dass manche Blätter an ihrer Basis, grosse Scheiden entwickeln, mit denen sie den Stengel umfassen. Dies ist namentlich bei Pflanzen aus der Familie der Umbelliferen, z. B. bei den *Heracleum-*, *Angelica-* und *Laserpitium-*Species der Fall. Ich fand, dass die Blattscheiden oft sehr bedeutende Wassermengen führen, und dass sie selbst noch viel Wasser enthalten, wenn nach Regenwetter trockene Witterung eingetreten und die übrigen oberirdischen Organe der Gewächse bereits völlig abgetrocknet sind. Das in den Blattscheiden angesammelte Wasser kann unzweifelhaft in das Innere der Pflanzen eindringen.

Sehr interessant ist das Verhalten gewisser Blattgebilde des Blüthenstandes von *Carlina acaulis* dem Wasser gegenüber. Diese Pflanze, welche zu den Compositen gehört, besitzt ein sehr entwickeltes Involucrum, und die inneren glänzend weissen Blätter desselben legen sich bei Regenwetter über den Blüthenkopf zusammen; die Unterseite der Blattgebilde ist dann convex, die Oberseite derselben aber concav gekrümmt. Bei trockener Witterung breiten sich die Involucralblätter strahlig aus; ihre Unterseite

[1]) Vergl. Eder, Separatabdruck aus d. 72. Bande d. Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien.

ist dann concav, ihre Oberseite aber convex gekrümmt. Werden trockene Involucralblätter der *Carlina,* mögen sie sich noch im Zusammenhange mit der Pflanze befinden oder lange Zeit von derselben abgetrennt aufbewahrt worden sein, mit Wasser benetzt, so macht sich eine lebhafte Bewegungserscheinung geltend, und die Unterseite der Blattgebilde wird convex, die Oberseite aber concav. Diese Bewegungserscheinung tritt aber nur ein, wenn die mittlere Partie der Unterseite der Blätter mit Wasser in Contact geräth, und die Ursache derselben ist darin zu suchen, dass die Membranen der betreffenden Zellen der Unterseite der Organe sich sehr schnell mit Wasser imbibiren und sich in Folge dessen lebhaft ausdehnen.[1])

c) Wasseraufnahme der Stammgebilde. Ueber die Wasseraufnahme solcher Stengelgebilde, die noch grün sind und von der Epidermis überzogen werden, brauchen wir uns hier nicht weiter auszusprechen, denn die bezüglichen Verhältnisse sind ohne Weiteres unter Berücksichtigung des unter b) Gesagten verständlich.

Aeltere, mit Periderm überzogene Zweige können nur unter Vermittelung etwa vorhandener Lenticellen und Rindenrisse Wasser, welches mit ihrer Oberfläche in Berührung gelangt, aufnehmen. Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse, wenn Kartoffelknollen mit Wasser in Contact gerathen, da das mehrschichtige Korkgewebe derselben impermeabel für Wasser ist. Die Flüssigkeitsaufnahme ungeschälter Kartoffeln ist stets nur eine unbedeutende.

d) Wasseraufnahme der Früchte. Viele Früchte (Steinfrüchte, Beeren) sind sehr wasserreich. Diese Früchte nehmen aber, wie ich fand, wenn ihre unversehrte Oberfläche mit Wasser in Contact geräth, und wenn sie noch nicht das Maximum ihres Wassergehaltes erreicht haben, doch noch Flüssigkeit von aussen auf. Die Erscheinung, dass saftige Früchte häufig bei regnerischer Witterung aufreissen, hat einerseits in einer solchen Wasseraufnahme seitens der Früchte ihren Grund; insbesondere wird sie aber dadurch bedingt, dass die gesammte Transpiration der Pflanzen unter den angedeuteten Verhältnissen sehr gering ist, die Wurzeln dem Boden erhebliche Feuchtigkeitsmengen entziehen, und die Zellen im Innern der Früchte nun in Folge ihres starken Turgors ein Zerreissen der weniger dehnbaren Gewebepartien (zumal des Epicarps) herbeiführen.

Das Gewebe vieler Früchte trocknet bei der Reife derselben fast völlig aus, und wenn die Samen die Früchte nicht verlassen, sondern vom Pericarpium umschlossen an die Orte, welche sich für ihre Keimung eignen, gelangen, so gewinnt das Verhalten der Gewebe der Fruchtschale dem Wasser gegenüber eine erhebliche Bedeutung. Mit grosser Leichtigkeit dringt das Wasser z. B. in das Gewebe der Fruchtschale der Gräser ein. Die Samen der Gramineen quellen in Folge dessen sehr schnell, und die Evolution des Embryo beginnt bereits, wenn die in Rede stehenden Schliess-

---

[1]) Man vergl. Detmer, Journal f. Landwirthschaft. 27. Jahrgang. pag. 111.

früchte sich nur kurze Zeit lang mit Wasser in Contact befunden haben. In anderen Fällen setzen die Gewebe des Pericarpiums dem Eindringen des Wassers einen grösseren Widerstand entgegen, ein Verhältniss, welches nicht ohne Einfluss auf den Verlauf gewisser Prozesse bei der Keimung der vorhandenen Samen sein kann.

e) Wasseraufnahme der Samen. Es ist bekannt, dass die Samen im reifen Zustande relativ arm an Feuchtigkeit sind. Die vorhandenen Wassermengen reichen durchaus nicht hin, um den Embryo zur Entwicklung anzuregen. Soll die Keimung der Samen erfolgen, so muss denselben tropfbar-flüssiges Wasser zugeführt werden, und es handelt sich zunächst um die Frage, welche Kräfte das Eindringen des Wassers in die Substanz der Samen vermitteln. Vor allen Dingen ist hier auf die Imbibitionskräfte hinzuweisen. Die Testa der Samen saugt das Wasser von aussen auf, aber wenn die Tagmen der Cellulosemembranen sich mit Wasserhüllen umgeben haben, so wird ihnen sofort eine gewisse Feuchtigkeitsmenge von den Tagmen der im Innern der Samen vorhandenen Gewebemassen wieder entzogen. Dieser Vorgang muss sofort zu einer erneuten Wasseraufnahme von aussen führen, und auf diesem Wege geht der Same allmählich in den gequollenen Zustand über. Ueberdies machen sich aber bei dem Zustandekommen der Quellung osmotische Prozesse geltend, indem gewisse in den Zellen der Samen vorhandene Stoffe eine lebhafte Anziehungskraft auf die Wassermoleküle ausüben. Die Zellen füllen sich nach und nach mit Wasser an; sie turgesciren und geben, wie hier noch bemerkt werden mag, in Folge des Zustandekommens der osmotischen Vorgänge kleine Quantitäten anorganischer sowie organischer Stoffe an das Quellwasser nach aussen ab. In besonderen Fällen treten aber neben den Imbibitionsprozessen und den osmotischen Vorgängen bei der Quellung der Samen noch anderweitige Prozesse, die zu einer Wasseraufnahme führen müssen, deutlicher hervor. Die Epidermiszellen der Testa mancher Samen (Quitten-, Leinsamen etc.) besitzen Membranen, welche ausserordentlich stark schleimig verdickt sind.[1]) In Contact mit Wasser umgeben sich die erwähnten Samen daher mit einer Schleimschicht, und dieselbe verdankt nicht etwa dem Zustandekommen von Imbibitionsvorgängen ihre Entstehung, denn diese können immer nur begrenzte Quellung zur Folge haben. Bei der Schleimbildung gehen vielmehr einerseits bestimmte Stoffe der Verdickungsmassen der Zellen in Lösung, andererseits aber bleibt ein gewisser Theil der Verdickungsmassen ungelöst und mischt sich in Folge unbegrenzter Quellung mit den Wassermolekülen (Permixtionsprozess). Endlich ist noch zu bemerken, dass die Testa der Samen von *Canna* mit Spaltöffnungen bedeckt ist, welche das Wasser, mit dem die

---

[1]) Man vergl. Hofmeister, Berichte d. sächs. Gesellschaft d. Wiss., 1858 und Frank, Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 5, pag. 161.

Pflanzentheile in Contact gerathen, capillar aufsaugen und in das Innere der Samen leiten können.[1])

Die angeführten Thatsachen weisen bereits darauf hin, dass die Beschaffenheit der Gewebemassen der Testa in genauester Beziehung zu dem Verlauf der Quellungserscheinungen stehen muss. Und dasselbe tritt noch deutlicher hervor, wenn man bedenkt, dass die Zellen der Testa in der That häufig genug eine ganz eigenthümliche Ausbildung erfahren und in Folge dessen sehr beschleunigend oder sehr verlangsamend auf den Verlauf der Quellung einwirken. Ungemein leicht quellen z. B. die Samen von *Cydonia* und *Linum,* indem die schleimigen Verdickungsmassen der Epidermiszellen der Testa selbst die geringsten Wassermengen, mit denen sie in Contact gelangen, lebhaft anziehen. Andere Samen (Erbsen, Bohnen etc.) quellen zwar bei weitem nicht so leicht wie die soeben angeführten, aber ihre Testa setzt dem Eindringen des Wassers doch keineswegs erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Andere Samenarten quellen dagegen ausserordentlich langsam. Derartiges lässt sich z. B. leicht constatiren, wenn man grössere Samenquantitäten von *Lupinus, Trifolium* oder *Robinia* mit Wasser in Berührung bringt.[2]) Es zeigt sich dann, dass manche Samenindividuen selbst nach Wochen oder Monaten noch hart sind und kein Wasser absorbirt haben. Die Ursache dieser Erscheinung ist in einer eigenthümlichen Beschaffenheit der Zellen der Pallisadenschicht der Testa jener Samen zu suchen. Die Zellen setzen dem Eindringen des Wassers einen ausserordentlichen Widerstand entgegen, aber derselbe wird sofort beseitigt, wenn man die Testa an irgend einer Stelle verletzt.

Die Untersuchungen über den Quellungsprozess haben nun weiter ergeben, dass die Quellungscapacität verschiedener Samenspecies sehr verschieden ist, so dass also eine Samenart weit mehr Wasser aufzunehmen vermag, bis die Quellung zum Stillstande gelangt, als eine andere. Sieht man von den individuellen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Samenkörner einer grösseren Samenprobe ab, so lässt sich hervorheben, dass die Körner des Weizens und Roggens etwa 50—60 % Wasser aufsaugen können, während z. B. Bohnen- und Erbsensamen mehr als 100 % Wasser absorbiren. Mohnsamen nehmen etwa 90 % Wasser auf, während die Samen von *Ricinus communis,* wie ich fand, nur etwas über 20 % Wasser bei der Quellung aufsaugen. Höhere Temperatur des Quellungswassers steigert die Quellungscapacität nicht,[3]) aber übt selbstverständlich einen Einfluss auf den Verlauf des Quellungsactes aus, indem das Quellungsmaximum, d. h. die Ausdehnung, welche ein Körper in Contact mit Wasser überhaupt erfahren kann, bei höherer Temperatur weit schneller als bei niederer erreicht wird.

---

[1]) Es sei hier noch bemerkt, dass Capillaritätskräfte auch für die Wasseraufnahme der Stamm- und Blattgebilde mancher Sphagnum-Arten von Bedeutung sind.

[2]) Vergl. Nobbe, Versuchsstationen. Bd. 20. pag. 71.

[3]) Vergl. Reinke, Hanstein's botan. Abhandlungen. Bd. 4. Hft. 1. pag. 82.

Aus unseren Erörterungen über das Wesen des Imbibitionsprozesses geht hervor, dass jedes organisirte Gebilde, dessen Tagmen sich mit Wasserhüllen umgeben, eine Volumenzunahme erfahren muss. Und in der That lässt sich dies bei dem Studium der Quellungserscheinungen der Samen in ausgezeichneter Weise constatiren, denn man braucht nur einen Samen, z. B. eine Erbse, mit Wasser in Berührung zu bringen, und man wird alsbald beobachten, dass derselbe in dem Maasse, wie er sich mit Wasser imbibirt, sein Volumen vergrössert. Für die Physiologie hat nun die Frage ein besonderes Interesse, ob die Grösse der Volumenzunahme der Grösse der absorbirten Wassermenge genau entspricht, oder ob dies nicht der Fall ist. Ich habe mich in verschiedenen Abhandlungen über den Keimungsprozess sowie in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen bemüht, die hier berührte Frage genauer zu beantworten. Die bezüglichen Untersuchungen haben ergeben, dass manche Samen, was hier für uns von besonderem Interesse erscheint, in der That ihr Volumen in Folge der Quellung stärker vergrössern, als der absorbirten Wasserquantität entspricht, und diese Erscheinung ist von mir darauf zurückgeführt worden, dass bei der Quellung zwischen der Testa und den inneren Theilen der Samen mit verdünnter Luft erfüllte Hohlräume entstehen, und dass der Fortgang der Quellung zu einer Erweiterung der z. B. in den Cotyledonen der Erbsen vorhandenen und mit Luft erfüllten Intercellularräume führen muss. Die Resultate meiner Untersuchungen lassen nun auch auf die Beobachtungen über das Zustandekommen von Druckkräften in Folge der Quellung, die von verschiedenen Forschern gemacht worden sind, ein helles Licht fallen. Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass z. B. Erbsen, wenn sie sich in verschlossenen Gefässen mit Wasser in Berührung befinden, auf die Wandungen der Gefässe, weil sie eine Volumenzunahme erfahren, die grösser als diejenige ist, welche den absorbirten Wassermengen entspricht, in Folge der Quellung einen Druck geltend machen müssen. Aber man hat die auf diesem Wege zu Stande kommenden Druckwirkungen oft genug zu hoch angeschlagen, und es waren namentlich bei der Ausführung der bekannten Versuche mit Samen von Hales[1]) ganz andere Momente, welche die bedeutenden Druckwirkungen erzeugten. Hales setzte seine Versuche nämlich mehrere Tage lang fort; das Untersuchungsmaterial ging allmählich in Zersetzung über, und der schliesslich constatirte Druck war hier also nicht in erster Linie durch den Quellungsprocess selbst, sondern durch die Spannung der sich bildenden Gase hervorgerufen.

§ 41. Die Wassergasaufnahme seitens der Pflanzen. — Wenn die Luft im Innern der Pflanzen, was allerdings nicht sehr häufig der Fall sein wird, ärmer an Wassergas ist, als die atmosphärische Luft, so wird Wassergas von aussen durch die Spaltöffnungen der Gewächse in die Intercellularräume eindringen. Dieses Wassergas kann von direkter Bedeutung

[1]) Vergl. Hales, Veget. Staticks. 1727. pag. 204.

für den vegetabilischen Organismus werden, wenn dasselbe in Folge von Abkühlung der Gewächse im Innern derselben zu tropfbar-flüssigem Wasser condensirt wird.

Die Frage, ob gewöhnliche Laubblätter im lebensthätigen Zustande befähigt sind, Wassergas zu verdichten, muss ich auf Grund meiner Versuche entschieden im verneinenden Sinne beantworten, denn die Blätter bedürfen zur normalen Entwicklung so viel Wasser, dass sie selbst unmittelbar nach ihrem durch Abwelken herbeigeführten Tode noch sehr reich an Feuchtigkeit sind, so dass sogar zu dieser Zeit an das Zustandekommen einer Wassergasverdichtung nicht gedacht werden kann. Andere Pflanzentheile sind aber, weil sie selbst in der Natur im Zusammenhang mit den sie tragenden Organen, sehr bedeutend austrocknen, in der That, wie ich fand, im Stande, Wassergas zu verdichten, und dies Wassergasverdichtungsvermögen ist nicht ganz ohne biologische Bedeutung für das Pflanzenleben. Derartig verhalten sich die gereiften Samen von *Pisum* und *Cucurbita,* sowie die Pappushaare von *Cirsium arvense,* die Grannen von *Avena,* die Schnäbel der Geranienfrüchte, und die Kapselstiele mancher Laubmoose.[1]) Auch Flechten (*Evernia-*, *Bryopogon-* und *Ramalina-*Arten) trocknen, wie ich fand, in der Natur oft soweit aus, dass sie im Stande sind, Wassergas zu verdichten.

Siebentes Kapitel.

Die Wasserbewegung in den Pflanzen.

§ 42. Allgemeines. — Es ist bereits, als von der Wasseraufnahme seitens der Pflanzen die Rede war, darauf hingewiesen worden, dass dieselbe durch Verbrauch des im Organismus vorhandenen Wassers herbeigeführt werden kann, dass die Wasseraufnahme aber unter Umständen auch gar nichts mit einem Wasserverbrauch zu thun hat. Ebenso ist die Wasserbewegung in den Gewächsen in vielen Fällen Folge des Wasserverbrauchs; unter Umständen wird sie indessen durch ganz andere Momente bedingt.

Wenn abgehauene Baumstämme, Knollen oder Zwiebeln in einer mehr oder minder trockenen Atmosphäre verharren und keine Gelegenheit finden, von aussen Wasser aufzunehmen, so zeigt sich dennoch häufig, dass die vorhandenen Knospen zur Entfaltung gelangen. Die jungen, sich entfaltenden Blätter müssen das für ihr Wachsthum erforderliche Wasser den nicht wachsenden Pflanzentheilen entziehen; diese werden allmählich wasserärmer und trocknen mehr und mehr aus. Das Wasser bewegt sich also in dem hier in Rede stehenden Fall continuirlich dem Verbrauchsorte zu, und ganz ähnliche Erscheinungen, allerdings in viel grossartigerem Maassstabe, machen

---

[1]) Man vergl. auch Wichura, Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 2. pag. 193.

sich in lebhaft transpirirenden Gewächsen geltend. Wenn den Transpirationsorganen, insbesondere den Blättern, das Wasser entzogen wird, indem die Atmosphäre vor allen Dingen das in den Intercellularräumen gebildete Wassergas unter Vermittelung der Spaltöffnungen aufnimmt, so suchen die Blattzellen, welche Feuchtigkeit verloren haben, immer wieder neues Wasser aufzunehmen, und dadurch kommt eine Wasserbewegung in den Pflanzen zu Stande, die, an dem Orte des Verbrauchs verursacht, nach rückwärts immer weiter und weiter um sich greift.

Der Wasserverbrauch, speciell der durch Transpiration veranlasste, ist aber keineswegs als alleinige Ursache der Wasserbewegung in den entwickelten, von der Luft umgebenen Gewächsen anzusehen. Es kommen nämlich sehr häufig in den Wurzeln sowie in anderweitigen Organen Wasserbewegungen zu Stande, die, durch osmotische Verhältnisse verursacht, gar nichts mit der Transpiration zu thun haben. Diese Wasserbewegung, welche sehr oft Veranlassung zur Entstehung bedeutender Druckverhältnisse in den Gewächsen giebt, macht sich sogar nur dann in ausgiebiger Weise geltend, wenn die Wasserverdunstung möglichst deprimirt ist. Gerade dieser Umstand, dass die Phänomene der Wasserbewegung in den Gewächsen durch sehr verschiedene Grundursachen bedingt werden, erschwert das Verständniss der Gesammterscheinung in hohem Grade, und es ist bei der Behandlung der in Rede stehenden Verhältnisse vor allen Dingen nothwendig, die elementaren Prozesse wohl aus einander zu halten.

§ 43. Der Wurzeldruck. a) Das Phänomen des Wurzeldrucks im Allgemeinen. — Wenn eine Pflanze stark transpirirt, so wird die Wasserbewegung in derselben vor allen Dingen durch Imbibitionsprozesse vermittelt. Diese Imbibitionsvorgänge können natürlich nur in der Substanz der Zellwände selbst verlaufen, und man beobachtet in der That, dass die Capillaren des Holzes zur Zeit starker Wasserverdunstung im Allgemeinen wenig Flüssigkeit, sondern vorwiegend Luft enthalten. Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse im Frühjahr vor der Entfaltung der Knospen oder überhaupt unter Umständen, welche die Transpirationsgrösse der Gewächse beträchtlich herabsetzen. Dann füllen sich die Holzgefässe mit Flüssigkeit an, und wenn man die Pflanzen anbohrt oder den Stamm derselben dicht über dem Boden abschneidet, so quillt die Flüssigkeit in geringerer oder grösserer Quantität hervor. Um die hier in Rede stehenden Erscheinungen bequem beobachten zu können, verfährt man zweckmässig derartig, dass man, nachdem der Stamm der Gewächse dicht über der Bodenoberfläche durchschnitten worden ist, mit Hülfe eines wohl schliessenden Kautschukschlauches ein Glasrohr (Steigrohr) auf den sich noch mit der Wurzel in Verbindung befindenden Stammstumpf aufsetzt. Der Flüssigkeitsausfluss beginnt nun alsbald, und das Steigrohr füllt sich mehr und mehr mit Flüssigkeit an. Man kann sich leicht davon überzeugen, dass dieselbe aus dem Holzkörper, bei Monocotyledonen aus dem Xylemtheil der zerstreuten Fibrovasalstränge, hervorquillt. Das Volumen der aus-

tretenden Flüssigkeitsmenge ist nach Verlauf einiger Zeit viel grösser geworden, als das Volumen des ganzen Wurzelstocks, Beweis genug dafür, dass die Wurzeln während des Versuchs Wasser aus dem Boden aufnehmen und dasselbe nach aufwärts befördern. Die hier berührte Erscheinung des Saftausflusses aus Wurzelstöcken hat man an sehr vielen Pflanzen beobachtet (*Vitis vinifera*, *Betula*, *Acer*, *Cucurbita*, *Ricinus*, *Begonia*, *Helianthus* etc. etc.).[1]) Die genannten Pflanzen liefern sämmtlich bedeutende Saftmengen, und der Saftausfluss kann viele Tage lang, ja selbst wochenlang fortdauern. Andere Gewächse liefern nur wenig Saft, und einige sollen nach Pitra's Angabe aus allerdings noch nicht genau bekannten Ursachen, überhaupt niemals Saft aus den Wurzelstöcken ausströmen lassen.[2])

Gehen wir etwas näher auf die Erscheinungen des Saftausflusses aus Wurzelstöcken ein, so muss zunächst Erwähnung finden, dass die bezüglichen Verhältnisse zuerst von Hales[3]) eingehender studirt worden sind. Derselbe fand schon, dass der Saft — und hiermit berühren wir einen sehr wichtigen Punkt — mit einer erheblichen Kraft von der Wurzel emporgepresst wird, und im Stande ist, bedeutende Widerstände zu überwinden. Später hat Hofmeister[4]) z. B. gefunden, indem er auf die Wurzelstöcke verschiedener Pflanzen Manometer aufsetzte, dass der ausströmende Saft Quecksilbersäulen von nachstehend angegebener Höhe das Gleichgewicht hielt:

Atriplex hortensis . . .	65	Millim.
Chrysanthemum coronarium	14	„
Digitalis media	461	„
Papaver somniferum . .	212	„
Morus alba	12	„

Neubauer[5]) fand sogar, dass der aus einer Rebe ausströmende Saft die Fähigkeit besass, einer Quecksilbersäule von 112 Centim. das Gleichgewicht zu halten. Daraus ersieht man, dass der aus den Pflanzen unter Vermittelung des Wurzeldrucks ausgepresste Saft in der That sehr bedeutende Widerstände zu überwinden im Stande ist.[6])

---

[1]) Der Saftausfluss aus Wurzelstöcken macht sich auch bei monocotylen Pflanzen (z. B. *Zea Mays*) und nach Pitra (vergl. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 11, pag. 437) ebenso bei Coniferen geltend.

[2]) Nicht zu verwechseln mit der Erscheinung des Saftausflusses aus Wurzelstöcken ist das sogen. Bluten abgeschnittener wasserreicher Stämme im Winter. Dies Phänomen verdankt ganz anderen Ursachen seine Entstehung als das hier in Rede stehende, und wir kommen darauf weiter unten noch zurück.

[3]) Vergl. Hales, veget. Staticks, 1727. Ueber die ältere Literatur vergl. man ferner meine Zusammenstellungen in den Mittheilungen aus dem botan. Institut d. Universität Leipzig, Bd. 1, pag. 419.

[4]) Vergl. Hofmeister, Berichte d. sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1858, H. 2 u. 3., ferner Flora 1862, pag. 101.

[5]) Vergl. Neubauer, Annal. d. Oenologie. Bd. 4. pag. 499.

[6]) Der Druck, den der ausströmende Saft auf das Quecksilber im Manometer ausübt, ist übrigens thatsächlich schon geringer als der Druck, den der Saft überhaupt zur Geltung bringen kann.

Die Saftmengen, welche Pflanzen liefern, wenn man sie im Frühjahr anbohrt, sind oft sehr bedeutende. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. Birken als Untersuchungsobjecte benutzt. Es gelingt dann oft leicht, in wenigen Minuten beträchtliche Flüssigkeitsquantitäten zu sammeln. Canstein[1]) fand ebenso, dass ein Weinstock (Kleinberger) mit vier Reben im Laufe von mehreren Wochen über 20 Liter Saft lieferte. Der Saft, welcher aus Pflanzen austritt, enthält Mineralstoffe, sowie organische Körper in Lösung; unter den letzteren treten Proteïnstoffe (Albumin), Pflanzensäuren und häufig (Birkensaft etc.) ganz erhebliche Zuckermengen auf.

b) Die Ursachen des Wurzeldrucks. — Für die sachgemässe Beurtheilung der Ursachen des Wurzeldrucks ist es wichtig, sich an die Resultate unserer Erörterungen über den Turgor der Zellen und über die Filtrationsverhältnisse zu erinnern. Der Saftausfluss aus Wurzelstöcken kommt offenbar dadurch zu Stande, dass die Zellen des Wurzelparenchyms auf osmotischem Wege Wasser von aussen aufsaugen. Sie turgesciren allmählich, und der im Innern der Zellen zur Geltung kommende Druck wird schliesslich so bedeutend, dass er im Stande ist, die Filtrationswiderstände der gespannten Zellschichten (Hautschicht des Plasma sowie Cellulosemembran) zu überwinden. Der Saft wird in die Gefässe des Holzes hineingepresst, und dies geschieht mit solcher Kraft, dass der aus vorhandenen Wunden der Gewächse ausfliessende Saft selbst noch im Stande ist, bedeutende Widerstände zu überwinden. Das günstigste Verhältniss für den Saftauftrieb in der Pflanze muss offenbar dann vorhanden sein, wenn die gespannten Zellschichten nach dem Innern der Pflanze zu, dem in den Zellen herrschenden und sich nach den Gesetzen der Hydrostatik in der vorhandenen Flüssigkeit gleichmässig vertheilenden Druck einen relativ geringen Filtrationswiderstand entgegenstellen, während die äusseren gespannten Zellschichten einen bedeutenden Filtrationswiderstand leisten. Unter solchen Umständen würde der Saft vielleicht allein in die Gefässe, nicht aber gleichzeitig nach aussen befördert werden können. Uebrigens habe ich mich in meiner zweiten Abhandlung über den Wurzeldruck bemüht, nachzuweisen, dass selbst dann Saft aus den Wurzelzellen in das Innere der Gewächse hineingepresst werden könnte, wenn gleichzeitig ein Flüssigkeitsaustritt nach aussen erfolgte.[2])

c) Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Saftausfluss. — Wenn man auf Wurzelstöcke Glasröhren aufsetzt, so muss der ausströmende Saft natürlich in denselben emporsteigen. Man kann sich nun leicht davon überzeugen, dass verschiedene äussere Momente die Höhe, welche die Flüssigkeitssäulen in den Steigröhren in der Zeiteinheit erreichen, in ganz hervorragender Weise bestimmen. Wenn man von der

---

[1]) Vergl. Canstein, Annal. d. Oenologie. Bd. 4. pag. 517.

[2]) Vergl. Detmer, Theorie des Wurzeldrucks. Sammlung physiolog. Abhandlungen, herausgegeb. v. Preyer. Bd. 1. H. 8. pag. 25.

gewiss begründeten Anschauung ausgeht, dass die gesammten Erscheinungen des Saftausflusses zuletzt auf das Stattfinden osmotischer Prozesse zurückgeführt werden müssen, so ist von vornherein klar, das diejenigen Momente, welche diese Vorgänge beeinflussen, ebenso von Bedeutung für die hier in Rede stehenden physiologischen Prozesse sein müssen. In der That habe ich mich vielfältig davon überzeugt, dass aus Wurzelstöcken bei höherer Temperatur des Bodens weit mehr Flüssigkeit in der Zeiteinheit ausfliesst als bei niederer. Ebenso konnte ich oft constatiren, dass grösserer Wasserreichthum des Bodens den Saftausfluss beschleunigt, während derselbe in Folge grösserer Concentration der Bodenflüssigkeit verlangsamt wird.

d) Die tägliche Periodicität des Wurzeldrucks. — Es soll hier nicht von der Erscheinung die Rede sein, dass der Saftausfluss aus Wurzelstöcken oft zunächst ein schwacher ist, allmählich lebhafter wird, um schliesslich, nachdem er wieder unbedeutender geworden, gänzlich aufzuhören. Von diesem Phänomen wird erst später gesprochen werden. An dieser Stelle interessirt uns vielmehr die Thatsache, dass die Saftmengen, welche zu verschiedenen Tageszeiten aus Wurzelstöcken hervortreten, selbst dann nicht dieselben sind, wenn die Untersuchungsobjekte fortdauernd gleichen Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt bleiben. Wir haben es hier also mit einer Erscheinung zu thun, deren Zustandekommen sich nicht in direkter Weise von äusseren Momenten (Licht, Wärme, Feuchtigkeit) abhängig erweist. Die tägliche Periodicität des Wurzeldrucks, welche die Schwankungen im Saftausfluss herbeiführt, ist von Hofmeister entdeckt worden.[1] Ich habe mich selbst mit eingehenden Untersuchungen über die Periodicität des Wurzeldrucks beschäftigt,[2] und es hat sich dabei ergeben, dass die Saftmengen, welche in der Zeiteinheit (z. B. in einer Stunde) aus Wurzelstöcken hervortreten, im Allgemeinen in den ersten Stunden des Nachmittags am grössten sind, dann allmählich während des Abends und der Nacht kleiner werden, bis am Morgen der Ausfluss am schwächsten geworden ist. Nun nimmt die in der Zeiteinheit ausfliessende Flüssigkeitsmenge bis zum Nachmittag wieder zu. Beachtenswerth ist, was ich ebenfalls feststellen konnte, dass manche junge Pflanzen *(Prostranthera nivea, Cucurbita Melopepo)* die Eigenthümlichkeit der Periodicität des Wurzeldrucks noch nicht zeigen; dieselbe entwickelt sich erst allmählich mit dem Alter dieser Gewächse.[3]

Die Ursachen, welche die Periodicität des Wurzeldrucks bedingen, können hier nicht specieller beleuchtet werden, denn bezügliche Betrachtungen würden an dieser Stelle zu viel Raum erfordern. Ich habe in

---

[1]) Vergl. Hofmeister, Flora. 1862.

[2]) Vergl. meine citirten Abhandlungen über den Wurzeldruck.

[3]) Neuerdings hat auch Baranetzky (vergl. Abhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. 13, H. 1) eingehende Untersuchungen über die Periodicität des Wurzeldrucks angestellt.

meinen citirten Abhandlungen versucht, den Nachweis zu liefern, dass das Phänomen der Periodicität des Wurzeldrucks im genauesten Zusammenhange mit den periodischen Schwankungen der Intensität des Wachsthums sowie der Gewebespannung steht, und aus diesem Grunde kann eine erfolgreiche Behandlung des Problems nach den Ursachen der Periodicität des Wurzeldrucks erst in der Physiologie des Wachsthumsprozesses geschehen.

§ 44. Die Wasserbewegung in den Stammgebilden. — a) Die Ursachen derselben. Die langsamen Wasserströmungen, welche in den Pflanzen durch Wachsthums-, Stoffwechsel- sowie Assimilationsprozesse angeregt werden, müssen natürlich in sämmtlichen Gewebeformen zur Geltung kommen. Wenn die Zellen der Vegetationspunkte der Stämme oder Wurzeln sich theilen und ein Flächenwachsthum zeigen, so muss das erforderliche Wasser diesen Zellen zugeführt werden, und in dem Maasse, wie der Wasserverbrauch stattfindet, geschieht dies auch thatsächlich. Ebenso werden jene ausgiebigen Wasserströmungen in den Pflanzen, welche durch die Transpiration bedingt sind, in Folge eines Wasserverbrauchs eingeleitet, aber hier sind es, was uns an dieser Stelle speciell interessirt, ganz besondere Gewebemassen der Stammgebilde, welche den Blättern das Wasser zuführen.

Es ist nämlich zu betonen, worauf in neuester Zeit Sachs[1]) wieder mit so ausserordentlichem Nachdruck hingewiesen hat, dass die in den Gewächsen, deren oberirdische Organe unmittelbar mit der Atmosphäre in Wechselwirkung stehen, in Folge der Transpiration zur Geltung kommende Wasserströmung, wesentlich in den verholzten Elementen des Stammes erfolgt. Dies geht schon daraus unzweifelhaft hervor, dass die Wasserströmung nicht ausgeschlossen werden kann, wenn man z. B. rings im Umfang des Stammes einer dicotylen Pflanze das gesammte Rindengewebe an einer Stelle zerstört und nur das Holz bestehen lässt. Ebenso ist diese Thatsache als ein Argument für die angeführte Auffassung anzusehen, dass es in submersen Pflanzen gar nicht oder nur in beschränktem Maasse zu einer Verholzung der Xylemelemente kommt.

Suchen wir die Ursachen der Wasserbewegung im Holze festzustellen, so leuchtet von vornherein ein, dass osmotische Prozesse nicht als solche angesehen werden können. (Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen, pag. 211.)

Durch die Thätigkeit des Wurzeldrucks kann allerdings zu Zeiten schwächerer Transpiration eine bedeutende Flüssigkeitsmenge in den Holzkörper hineingepresst werden, aber die Erfahrung lehrt unmittelbar, dass zu Zeiten lebhafter Wasserverdunstung, aus Bohrlöchern, die man z. B. an dem Stamm der Birke oder anderer Bäume anbringt, kein Wasser ausfliesst, und dass die eigentliche Transpirationsströmung also nicht durch den Wurzeldruck zu Stande kommt. Wenn die Gewächse schwach transpiriren, so müssen sich die Hohlräume im Holz in Folge der bereits oben

[1]) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. pag. 276.

berührten Thätigkeit der Wurzelzellen mehr und mehr mit Flüssigkeit anfüllen, ja ich will hier gleich bemerken, dass auch die Thätigkeit der lebenskräftigen Parenchymzellen der Stammgebilde selbst diese Wasseransammlung in den Holzgefässen etc. begünstigen kann. So fand Sachs,[1]) dass abgeschnittene Internodien von Gräsern, die mit ihrem unteren Ende in Wasser eingetaucht waren, aus den Gefässen, an der oberen Schnittfläche Wasser austreten liessen. Diese Erscheinung ist auf ganz ähnliche Ursachen zurückzuführen, wie solche ebenfalls in den Wurzeln thätig sind, und Pitra[2]) hat gezeigt, dass den lebhaft turgescirenden Parenchymzellen der verschiedensten Pflanzentheile ganz allgemein die Fähigkeit zukommt, Wasser unter Druck auszupressen. Die hier erwähnten Prozesse des Wurzeldrucks etc. können bei manchen Gewächsen dahin führen, dass sich der gesammte Pflanzenkörper strotzend mit Wasser anfüllt; ja es kommt nicht selten vor, dass das Wasser sogar nach aussen hervorgepresst wird. Auf diesem Wege kommt die Tropfenausscheidung aus manchen Blättern (*Zea, Aroideen, Calliandra*)[3]) zu Stande.

Es ist zwar gewiss, dass der Wurzeldruck, wenn die Transpiration der Gewächse sehr stark ist, überhaupt gar nicht zur Geltung kommt, aber man darf keineswegs, wenn es nicht gelingt, aus Bohrlöchern Saft zu gewinnen, die man an Stämmen oberhalb des Bodens angebracht hat, ganz allgemein den Schluss ziehen, dass überhaupt gar kein Wurzeldruck in dem Organismus vorhanden sei. Denn man kann sich sehr wohl vorstellen, dass derselbe nur in beschränktem Maasse zur Geltung kommt und höchstens hinreicht, kleine Flüssigkeitsmengen in die untersten Regionen der Gefässe des Holzkörpers der Wurzeln zu pressen. Diese geringfügigen Druckkräfte besitzen aber dennoch eine Bedeutung für die Wasserbewegung im Holz, denn Sachs[4]) hat festgestellt, dass das Wasser durch mit Flüssigkeit imbibirtes Holz selbst unter Vermittlung der denkbar kleinsten Druckkraft filtrirt werden kann. Uebrigens kommen Druckkräfte auch noch auf anderem Wege in den Pflanzen zu Stande.

Es ist bereits darauf hingewiesen worden, dass die Hohlräume im Holzkörper (Gefässe sowie Holzzellen) zur Zeit starker Transpiration der Pflanzen der Hauptsache nach frei von Flüssigkeit sind. Zur Zeit schwacher Verdunstung der Gewächse (in der Nacht sowie im Winter) führen jene Hohlräume dagegen Wasser, aber zugleich enthalten sie mehr oder minder grosse Luftmengen. Wir haben also jetzt Systeme von Wassersäulen in den Pflanzentheilen vor uns, welche an den verschiedensten Punkten von

---

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 660.

[2]) Vergl. Pitra, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 11, pag. 437.

[3]) Man vergl. Ernst, Botan. Zeitung. 1876. pag. 35. Ueber die eigenthümlichen Prozesse, welche die Wasserausscheidung in Nectarien bedingen, vergl. Wilson, Untersuchungen aus d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1, H. 1.

[4]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 296.

Luftblasen (aus verdünnter Luft bestehenden) unterbrochen werden.[1]) Wenn diese Luftblasen durch Temperaturverhältnisse eine Ausdehnung erfahren, so müssen sie die vor ihnen vorhandene Flüssigkeit in Bewegung setzen, und dies Moment bedingt z. B. die Erscheinung, dass aus abgehauenen, wasserreichen Stämmen oder Aesten, die eine künstliche Erwärmung erfahren, oder die in der Natur unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen erwärmt werden, Saft ausfliesst (Prozess des sogen. Blutens). Die wahre Bedeutung der Entstehung mit verdünnter Luft erfüllter Hohlräume im Holz durch die Transpiration, ist aber erst kürzlich von Sachs klar erkannt worden. Derselbe äussert sich auf pag. 321 des zweiten Bandes der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg darüber wie folgt: „Und diese Einrichtung (dass sich eben die Holzelemente bei lebhafter Transpiration der Gewächse mit verdünnter Luft anfüllen) ist von grossem Nutzen, denn eben dadurch allein ist es möglich, dass, wenn die Verdunstung aufhört oder sich vermindert (Nachts und im Winter), nunmehr wieder neues Wasser in die Zellräume hineingepresst werden kann, um als Vorrath für die Zeit stärkeren Verbrauchs zu dienen.“ Diese Bemerkungen von Sachs sind auch wohl geeignet, Licht auf die sonst schwer verständliche Thatsache zu werfen, dass zu Zeiten schwacher Transpiration die Hohlräume des Holzkörpers der Bäume selbst in sehr bedeutender Höhe über dem Boden mehr oder minder grosse Wassermengen enthalten.

Der wichtigste Punkt des gesammten Problems über die Wasserbewegung im Holz ist nun aber die Frage nach den Ursachen, welche die schnelle Wasserleitung in stark transpirirenden Gewächsen vermitteln. Man hat, wie wir in einem der nächsten Paragraphen genauer zeigen werden, feststellen können, dass die Flüssigkeitsmengen, welche selbst unter sehr günstigen Verhältnissen durch den Wurzeldruck in die Pflanzen hineingepresst werden, keineswegs ausreichen, die Wasserverluste zu decken, welche die beblätterten Pflanzen im Sommer in Folge der Transpiration erfahren. Es müssen also, um das Abwelken der Pflanzen zu verhüten, noch besondere Kräfte in Thätigkeit gesetzt werden, und zwar sind es die Imbibitionskräfte, welche unsere Aufmerksamkeit hier lebhaft fesseln.

Die Bedeutung dieser Kräfte für die Wasserleitung in den Pflanzen ist namentlich von Sachs in richtiger Weise gewürdigt worden, und ich kann dem Leser nicht genug empfehlen, zur genaueren Orientirung über die fraglichen Verhältnisse die bezüglichen Darstellungen des genannten Forschers in dessen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (14. Vorlesung) auf das Genaueste zu studiren.

Bei dem Zustandekommen der Imbibitionsprozesse bewegt sich das Wasser nicht etwa in präformirten Capillaren. Vielmehr geht ja schon aus unseren früheren Andeutungen über das Wesen der Imbibition hervor,

[1]) Ich will hier noch erwähnen, dass von Luftblasen unterbrochene Wassersäulen, deren Wasser capillar festgehalten wird, im Holzkörper entstehen können, wenn im Innern der Gewächse in Folge von Temperaturschwankungen Thaubildung eintritt.

dass das Wasser die Tagmen der Membranen der Holzelemente erst von einander entfernen muss, und sich also in der Wandsubstanz der letzteren selbst bewegt. Dabei ist es von grosser Bedeutung, dass die imbibirten Wassertheilchen offenbar keinen Druck auf einander ausüben, woraus ersichtlich wird, dass es gleichgültig erscheint, ob die imbibirte Flüssigkeit sich im Holzkörper in einer Höhe von wenigen Fussen oder vielleicht in einer Höhe von 100 Metern vorfindet.[1])

Wenn die Parenchymzellen der Blätter einen gewissen Theil des von ihnen imbibirten Wassers in Dampfform an die Luft der Intercellularräume abgegeben haben, und der Prozess der Transpiration damit eingeleitet worden ist, so suchen jene Zellen den Blattnerven, um den Feuchtigkeitsverlust zu decken, eine gewisse Wassermenge zu entziehen. Durch den Transpirationsvorgang wird das Gleichgewicht in der Vertheilung des Imbibitionswassers immer wieder gestört, und es muss sich deshalb eine von den Blättern ausgehende, durch den Holzkörper des Stammes bis in die Wurzeln nach rückwärts fortschreitende Wasserbewegung, welche durch Imbibitionsprozesse vermittelt wird, geltend machen. Dabei ist von Belang, dass, wie Sachs in seiner zuletzt citirten Schrift (pag. 314) hervorhebt, gerade das vom Holz imbibirte Wasser in Folge der specifischen Eigenschaften der verholzten Elemente überaus leicht verschiebbar ist, und wir brauchen gar kein Bedenken zu tragen, zu behaupten, dass das Wasser unter Vermittelung der Imbibitionsprozesse bis in die Kronen der höchsten Bäume geleitet werden kann.[2])[3])

b) Die Geschwindigkeit der Wasserleitung in den Pflanzen. Die Frage nach der Geschwindigkeit der Wasserleitung in den Gewächsen ist bereits von Hales vor langer Zeit in's Auge gefasst worden. Neuerdings haben Mac Nab, Pfitzer[4]), sowie Sachs[5]) die bezüglichen Verhältnisse auf's Neue unter Benutzung verschiedener Methoden eingehender verfolgt, und ich möchte hier nur auf einige Resultate hinweisen, welche der zuletzt genannte Forscher erzielte. Es ist wichtig, dass die Untersuchungsobjecte im Zustande möglichst lebhafter Transpiration zur Verwendung gelangten. Den unversehrten Wurzeln der Pflanzen wurde

---

[1]) Vergl. Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 306.

[2]) Man hat früher, zumal auf Grund der Untersuchungen Jamins (Compt. rend. 1860, T. 50, pag. 172) geglaubt, der Capillarität eine grosse Bedeutung für den Prozess des Saftsteigens im Holz beimessen zu dürfen. Diese Ansicht muss man natürlich heute fallen lassen, und namentlich führen die Beobachtungen über die Wasserleitung in den Stämmen der Coniferen zu einem solchen Schluss, denn das secundäre Holz derselben besteht nur aus allseitig geschlossenen Tracheiden.

[3]) Die neueren Beobachtungen über Wasserbewegung in den Pflanzen von R. Hartig (Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München, Heft 2) und von Elfving (botan. Zeitung, 1882, No. 42) habe ich nicht mehr berücksichtigen können, da die betreffenden Abhandlungen nach Abschluss meines Manuscripts erschienen sind.

[4]) Vergl. Pfitzer, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 11. pag. 183.

[5]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 148.

Lithiumsalpeter dargeboten und nach Verlauf einiger Zeit spectroskopisch geprüft, bis zu welcher Höhe sich das Lithium in den Gewächsen erhoben hatte. Einige Beobachtungen lieferten die folgenden Ergebnisse:

Wurzeln in Nährstofflösungen.	Steighöhe pro Stunde.
Salix fragilis	85 Centim.
Zea Mays	36 „
Wurzeln in Erde.	
Nicotiana Tabacum	118 „
Musa sapientum	99,7 „
Cucurbita Pepo	63 „
Helianthus annuus	63 „
Podocarpus macrophylla . .	18,7 „

§ 45. Die Transpiration der Gewächse. a) Die Bedeutung der Transpiration. Die Bedeutung der Wasserverdunstung ist seither durchaus unterschätzt worden, ja man hat die Transpiration wohl geradezu als ein nothwendiges Uebel bezeichnet. Erst Sachs erfasste mit scharfem Blick den hohen Werth der Transpiration für die Gewächse und spricht sich in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (pag. 297 und 303) daher eingehender über das in Rede stehende Verhältniss aus.

Es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass für das Zustandekommen der verschiedenen physiologischen Prozesse, welche sich in den Blättern abspielen, also zumal für den Assimilationsvorgang, die Gegenwart erheblicher Mineralstoffmengen erforderlich ist. Diese aus dem Boden stammenden Mineralstoffe können den Blättern der Landpflanzen ganz sicher nicht in hinreichender Quantität und nicht schnell genug durch rein osmotische Prozesse zugeführt werden, und wenn wir sehen, dass die osmotischen Prozesse, wie es von selbst klar ist, die Bewegung der Mineralstoffe in untergetauchten Wasserpflanzen allein vermitteln, so darf diese Thatsache nicht als ein Beweis gegen die geltend gemachte Anschauung angeführt werden. Die submersen Wasserpflanzen nehmen die Mineralstoffe ebenso wie das Wasser mit ihrer gesammten Oberfläche auf, während die stark transpirirenden Gewächse, zumal die Bäume und Sträucher, ein ganz anderes Verhalten erkennen lassen.

Wenn die Gewächse transpiriren, so geben die Parenchymzellen der Blätter Wassergas an die Intercellularräume ab und dasselbe entweicht durch die Spaltöffnungen in die Atmosphäre. Jene Zellen suchen den Wasserverlust, welchen sie erfahren haben, zu decken: sie entziehen den in den Blattspreiten verlaufenden Gefässbündeln bestimmte Wassermengen. Damit werden den Zellen des Parenchyms aber zugleich Mineralstoffe zugeführt, denn die im Holzkörper der Stämme emporsteigende Flüssigkeit, welche ja auch in die Blattnerven übergeht, ist nicht reines Wasser, sondern sie stellt eine verdünnte Salzlösung dar. Durch die lebhafte, durch Transpiration eingeleitete und durch Imbibitionskräfte vermittelte Wasserströmung in den Gewächsen können also den Blättern die erforderlichen Mineralstoffmengen schnell genug zuströmen, und dieser Umstand

beansprucht offenbar ein ausserordentlich hohes physiologisches Interesse. Wichtig ist, dass gerade zur Zeit lebhaftester Assimilation, zugleich auch die Transpiration (und damit die Bewegung der Mineralstoffe in den Pflanzen) am energischsten zur Geltung kommt. Wenn unter dem Einfluss des Lichtes bedeutende Mengen organischer Substanz in den chlorophyllhaltigen Zellen entstehen, so ist auch die Transpirationsströmung in den Pflanzen, wie in diesem Paragraphen unter c) specieller gezeigt werden soll, am ausgiebigsten.

b) Die Organisation der Pflanzen und die Transpiration. Es ist allerdings unzweifelhaft, dass die Blätter als die eigentlichen Transpirationsorgane der Pflanzen aufzufassen sind; dennoch darf nicht übersehen werden, dass ebenso anderweitige Theile der Gewächse, die mit der Luft in Berührung stehen, Wassergas an dieselbe abgeben können. Ich habe hier natürlich vor allen Dingen die Stammgebilde im Auge, muss aber bemerken, dass die Transpirationsgrösse derselben in der Regel eine nur sehr unbedeutende ist. Die Stammgebilde haben unter anderem die Aufgabe zu erfüllen, die Wasserleitung zwischen den wasseraufsaugenden Organen (Wurzeln) und den Transpirationsorganen (Blättern) zu vermitteln, und sie sind daher in Folge ihrer gesammten Organisationsverhältnisse vor bedeutenderen Wasserverlusten geschützt. Dies tritt schon insofern bei den grünen Stengeln krautiger Pflanzen hervor, als dieselben im Vergleich zu ihrem Volumen eine relativ geringe Oberfläche besitzen. Wenn mit fortschreitendem Alter der Stengeltheile die Peridermbildung erfolgt, so wird durch das Entstehen des Korkgewebes die Transpiration der Organe noch mehr deprimirt, denn die unveränderten Korkzellen sind impermeabel für Wassergas. Sehr bequem lässt sich die Impermeabilität des Korkgewebes für Wasser demonstriren, wenn man die Feuchtigkeitsmengen ermittelt, welche in gleicher Zeit und unter gleichen äusseren Umständen aus geschälten und gleich grossen ungeschälten Kartoffeln entweichen. Die ersteren verlieren, wovon ich mich überzeugte, beträchtliche, die letzteren aber nur sehr geringe Wasserquantitäten, und diese kleinen Feuchtigkeitsmengen verlassen die unversehrten Knollen in Folge des Vorhandenseins von Lenticellen und Rissen im Korkgewebe.[1]) Wenn die Stämme der Holzpflanzen Borkenbildungen zeigen, so sind diese natürlich ebenfalls als Schutzeinrichtungen vor irgendwie erheblicheren Wasserverlusten anzusehen. Interessant ist, dass manche Pflanzen, die an sehr trockenen Standorten vegetiren (z. B. Cacteen) keine gewöhnlichen Laubblätter, sondern ganz reducirte Blattgebilde und massig entwickelte Stammtheile besitzen. Diese Stämme zeigen eine relativ geringe Oberfläche; ihre Epidermiszellen sind ausserodentlich stark cuticularisirt, so dass die Transpiration der Gewächse auf ein Minimum beschränkt bleibt, und die inneren Gewebemassen der Pflanzen selbst dann, wenn dieselben auf einem Boden vegetiren, dem

[1]) Auch die von Periderm überzogenen Stammtheile können unter Vermittlung von Lenticellen und Rindenrissen geringe Wassermengen verlieren.

lange Zeit hindurch keine Feuchtigkeit zugeführt wird, sehr wasserreich erscheinen.

Wenn ich mich nunmehr zur Betrachtung des Verhaltens der eigentlichen Transpirationsorgane, der Blätter nämlich, bei der Wasserverdunstung wende, so dürfte namentlich das Folgende zu bemerken sein.

1. Es ist bekannt, dass reines Wasser schneller verdunstet als das Wasser einer Salzlösung. Die Pflanzenzellen führen nicht reines Wasser, sondern sie enthalten Lösungen sehr verschiedenartiger Körper, und es ist somit zu schliessen, dass die Natur der gelösten Substanzen sowie die Concentrationsverhältnisse des Zellsaftes nicht ganz ohne Einfluss auf den Verlauf des Transpirationsprozesses sein werden.

2. Das soeben erwähnte Moment führt bereits dahin, dass von einer gegebenen Blattfläche selbst unter den denkbar günstigsten Umständen weniger Wasser abdunstet, als von einer gleich grossen freien Wasserfläche. Aber auch andere Umstände müssen in demselben Sinne wirken. Es ist nämlich sicher, dass Wassermoleküle, welche durch Imbibitionskräfte festgehalten werden, unter dem Einflusse gleicher äusserer Umstände nicht so leicht in die Luft übergehen wie Wassertheilchen, auf welche lediglich von Seiten anderer Flüssigkeitsmoleküle Anziehungskräfte ausgeübt werden, denn jene Imbibitionskräfte machen eine viel energischere Wirkung als diese letzteren Kräfte geltend. Ueberdies tritt das Wassergas bei der Transpiration der Blätter ja vorwiegend nur aus den Spaltöffnungen hervor, während ein bedeutender Theil der Blattoberfläche, der von den cuticularisirten Epidermiszellen gebildet wird, höchstens geringe Feuchtigkeitsmengen an die Luft abgiebt. Zwar ist es gewiss, dass das Wassergas, das aus den Spaltöffnungen hervortritt, in den Intercellularräumen des Blattgewebes gebildet wird, aber trotzdem kann die Transpiration der Blätter nicht übermässig gesteigert werden und nicht so bedeutend wie die Wasserabgabe einer entsprechenden freien Wasserfläche ausfallen.[1] [2]

3. Ein und dasselbe Blatt verdunstet, bezogen auf die Flächeneinheit desselben, während der einzelnen Entwicklungsstadien, die es durchmacht, durchaus nicht immer die nämlichen Wasserquantitäten. Die genauesten Angaben über dies Verhältniss liegen wohl von Höhnel[3]) vor. Die Versuche mit den Blättern von *Beta, Brassica, Cucurbita* etc. zeigten, dass die jüngsten Blätter ein Transpirationsmaximum repräsentiren, dass während

[1]) Ich glaube bestimmt, dass die hier geltend gemachten Anschauungen der Hauptsache nach richtige sind, trotzdem exacte experimentelle Untersuchungen über die berührten Verhältnisse noch nicht vorliegen. Derartige Untersuchungen sind übrigens nicht so leicht anzustellen, wie man auf den ersten Blick glauben möchte.

[2]) Getödtete Blätter verdunsten nachgewiesenermaassen grössere Wassermengen als lebende. Der Turgor der Blattzellen geht in Folge der Vernichtung ihrer Lebensfähigkeit verloren; ein erheblicher Theil des Zellsaftes tritt an die Blattoberfläche hervor und dies führt eine rasche Wasserverdunstung herbei.

[3]) Vergl. Höhnel, Wollny's Forschungen auf d. Gebiet d. Agriculturphysik. Bd. 1. pag. 315.

der Entwicklung der Blätter die Transpirationsgrösse anfangs fällt, um dann wieder zu steigen. Weiter macht sich ein zweites Transpirationsmaximum geltend, von wo aus wieder ein langsames Fallen beginnt. Die Beobachtungen an den verschiedenalterigen Blättern von *Beta vulgaris* lieferten z. B. folgende Ergebnisse:

No. der Blätter.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
Transp. pro Stunde und 100 □ Cent. in Mgrm.	123,6,	77,2,	74,7,	52,8,	81,2,	94,7,	77,0,	62,7,	64,2,	64,0.

Es ist gewiss, dass der Wassergehalt der Blätter, der im Verlaufe der Entwicklung derselben, wie bereits an anderer Stelle angeführt worden, Schwankungen erleidet, nicht ohne Einfluss auf den Verlauf der Transpiration sein wird. Aber es ist zu bemerken, dass dieser Faktor bei der Beurtheilung der hier in Rede stehenden Verhältnisse nicht sehr ins Gewicht fällt, denn Transpirationsgrösse und Wassergehalt der Blätter laufen durchaus nicht immer parallel. Die zunächst sich geltend machende Verminderung der Transpirationsgrösse wird wesentlich durch die fortschreitend bedeutender werdende Verdickung der Cuticula bedingt. Wenn weiterhin die Spaltöffnungen ihre vollkommene Ausbildung erfahren und sich sämmtlich öffnen, so muss die stomatäre Transpiration lebhafter werden, und damit ist die Ursache für das Zustandekommen einer erneuten energischen Wasserverdunstung von der Blattoberfläche, wie sie ja thatsächlich zur Geltung kommt, gegeben. Schliesslich wird die Transpirationsgrösse allerdings wieder geringer.

4. Die Transpirationsgrösse gleichalteriger Blätter verschiedener Pflanzenspecies (bezogen auf gleiche Oberflächen, gleiche Gewichte oder Volumina der Organe) ist keineswegs dieselbe. Man wird unmittelbar zu einer solchen Ansicht hingeführt, wenn man bedenkt, dass die spezifischen Organisationsverhältnisse der Blätter von erheblichem Einfluss auf die Wasserverdunstung derselben sind. Es kommt hierbei in Betracht, dass verschiedene Blätter nicht dieselbe Zahl von Spaltöffnungen besitzen, dass die Weite sowie die Gestalt der Intercellularräume sehr mannigfaltig sein können, dass die Cuticula verschiedener Blätter nicht dieselbe Beschaffenheit aufweist und in Folge dessen bald mehr, bald minder permeabel für Wasser ist [1]) etc. Im Allgemeinen ist zu bemerken, dass die Laubblätter schnell wachsender Pflanzen von zarter, krautiger Natur am lebhaftesten transpiriren. Eine relativ schwache Wasserverdunstung unterhalten hingegen die lederartigen immergrünen Blätter sowie die sehr stark behaarten Blätter.

5. In der Mehrzahl der Fälle ist die Unterseite der Blätter reicher an Spaltöffnungen als die Oberseite. Dem entsprechend verdunsten von der Blattunterseite in der Zeiteinheit grössere Wasserquantitäten als von der Oberseite. Ein derartiges Verhältniss ist bereits von Garreau [2]) und

[1]) Man vergl. Eder, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1875. Oktoberheft.
[2]) Vergl. Garreau, Annal. d. sc. nat. 1850.

auch neuerdings unter Benutzung verbesserter Methoden von Höhnel (vergl. dessen soeben citirte Abhandlung) constatirt worden. Eine genaue Proportionalität zwischen der Anzahl der vorhandenen Spaltöffnungen und der Transpirationsgrösse ist aber dennoch schon von vornherein nicht zu erwarten.

6. Man hat sich häufig bemüht, die Wassermengen festzustellen, welche die Gesammtmenge der Pflanzen, die eine bestimmte Bodenfläche einnehmen, im Verlaufe ihrer Vegetation an die Atmosphäre abgeben. Es liegt in der Natur der Sache, dass solche Untersuchungen mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden sind, und dass die Resultate derselben selbst im besten Falle der Wahrheit höchstens einigermaassen nahe kommen können. Erwähnenswerth erscheinen mir dennoch die Angaben Haberlandt's.[1] Derselbe gelangte durch seine ausführlichen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass, wenn ein Hektar Bodenfläche in runder Zahl von einer Million Individuen der Getreidearten bedeckt ist, durch Transpiration derselben im Mittel die folgenden Wassermengen in die Atmosphäre übergehen.

Sommerroggen	pro	Hektar	im	Ganzen	834890	Kilogrm.
Sommerweizen	„	„	„	„	1179920	„
Gerste	„	„	„	„	1236710	„
Hafer	„	„	„	„	1277760	„

Die verdunsteten Wassermengen entsprechen Wassersäulen, welche den Boden 83,5, 118,0, 123,7 und 127,8 Millim. hoch bedecken würden. Zieht man nun in Erwägung, dass der Getreidebau selbst noch in solchen Gegenden möglich ist, wo der gesammte jährliche Niederschlag nur 370—400 Millim. beträgt, und bedenkt man ferner, dass von dieser Wassermenge höchstens $^1/_3$ bis $^2/_5$, sonach 123—133 oder 148—160 Millim., den Getreidepflanzen zu Gute kommen können, so wird man in der Ansicht bestärkt, dass die Resultate der Untersuchungen Haberlandt's die Transpirationsgrösse der genannten Pflanzen relativ genau zum Ausdruck bringen. Diese Ergebnisse sind auch insofern beachtenswerth, als sie lehren, dass wir nicht nöthig haben, das Condensationsvermögen des Bodens für Wassergas in Anspruch zu nehmen, um zu einer befriedigenden Vorstellung über die Wasserbilanz der Pflanzen zu gelangen.

c) Die Einwirkung äusserer Verhältnisse auf die Transpiration. — 1. Denken wir uns, eine Pflanze wurzele in einem sehr wasserreichen Boden, dem aber fortan keine Feuchtigkeit mehr zugeführt werde. Die Transpiration der Pflanze kann zunächst unter günstigen Umständen sehr bedeutend ausfallen; sie muss aber allmählich schwächer und schwächer werden, und es kann das Untersuchungsobject sogar schliesslich unter den bezeichneten Umständen welken. Führt man dem Boden neue Wasser-

[1] Vergl. Haberlandt, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 5, pag. 85, und wissenschaftl. prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete d. Pflanzenbaus, Bd. 2, pag. 146.

mengen zu, so muss die Transpirationsgrösse der Pflanze wieder steigen. Nach dem Gesagten ist von selbst einleuchtend, dass die Verdunstungsgrösse der Gewächse sich abhängig erweist von dem Wassergehalt des Bodens sowie von all jenen Momenten, die von Einfluss auf die Wasseraufnahme seitens der Pflanzenwurzeln sind. (Bodentemperatur, Feuchtigkeitsgehalt des Bodens, Concentration der Bodenflüssigkeit etc.)

2. Bei gleich bleibender Lufttemperatur wird die Transpiration um so ausgiebiger sein müssen, je geringer der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist. Uebrigens kann eine Pflanze selbst in einer völlig mit Wassergas gesättigten Atmosphäre geringe Wassergasmengen ausgeben. Es ist nämlich bekannt, dass in den Gewächsen in Folge verschiedenartiger Prozesse, zumal in Folge von Stoffwechselvorgängen, Wärme producirt wird. Diese Eigenwärme der Pflanzen lässt sich an denselben, wenn sie stark transpiriren, nur in seltenen Fällen direkt constatiren, da mit dem Vorgange der Wasserverdunstung selbst, ein Verbrauch von Wärme verbunden ist. Bei möglichst behinderter Transpiration kann aber die Eigenwärme dazu verwandt werden, die Temperatur des Pflanzenkörpers über diejenige der Umgebung zu erhöhen. Wenn nun die Pflanze eine höhere Temperatur als die umgebende, mit Wassergas gesättigte Luft besitzt, so zeigt das Wassergas in den Intercellularräumen eine höhere Spannung als das Wassergas in der umgebenden Luft. Das Wassergas wird deshalb aus den Spaltöffnungen entweichen und ausserhalb des Organismus natürlich sofort eine Condensation zu tropfbar-flüssigem Wasser erfahren.

3. Bei constant bleibendem relativem Feuchtigkeitsgehalt der Luft steigt und fällt die Transpirationsgrösse mit der Temperatur.

4. Die Bewegung der Luft kann schon insofern eine Steigerung der Wasserverdunstung herbeiführen, als in Folge jener Bewegung die Luftschicht über den Transpirationsorganen fortdauernd erneuert wird.

5. Wenn die Luftbewegung lebhaft ist, und die Pflanzen in Folge dessen Erschütterungen erfahren, so bedingen diese, wovon ich mich überzeugte, eine Steigerung der Transpirationsgrösse.

6. Dass die Transpiration unter dem Einflusse des Lichtes lebhafter verläuft als im Finstern, betrachte ich unter Berücksichtigung der Resultate, zu denen Baranetzky,[1] ich[2] sowie Wiesner[3] bei bezüglichen Untersuchungen gelangt sind, als eine sicher constatirte Thatsache. Als Ursachen, welche die Wasserverdunstung im Licht erhöhen, sind gewiss verschiedene anzusehen. Einerseits führt das Licht eine Erweiterung der Spaltöffnungen herbei, wie bereits früher angegeben worden ist; weiter aber darf wohl mit Wiesner angenommen werden, dass die Lichtstrahlen in der Pflanze unter Vermittelung des Chlorophyllpigments in Wärme umgesetzt

[1] Vergl. Baranetzky, Botan. Zeitung. 1872. pag. 97.

[2] Vergl. Detmer, Theorie d. Wurzeldrucks im 8. Heft d. ersten Bandes von Preyers physiolog. Abhandlungen. pag. 47.

[3] Vergl. Wiesner, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1876. Octoberheft.

werden, und in Folge dessen die Transpirationsgrösse steigern. Wiesner fand nämlich, dass nicht die Lichtstrahlen von grösster subjectiver Helligkeit den Verdunstungsprozess am meisten begünstigen, sondern dass eine derartige Wirkung insbesondere von denjenigen Lichtstrahlen zur Geltung gebracht wird, welche zugleich am energischsten von dem Chlorophyllfarbstoff absorbirt werden, also gewisses Strahlen des Roth und Blau.

7. Ob in den Pflanzen selbst Ursachen existiren, welche eine tägliche Periodicität der Transpiration bedingen, die sich unabhängig von der direkten Wirkung äusserer Umstände (Wärme- sowie Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und Beleuchtung) geltend macht, ist noch fraglich. Von Unger[1]) wurde eine solche Periodicität behauptet; neuerdings ist ihre Existenz häufig geradezu geleugnet worden. Für mich ist das Problem noch keineswegs erledigt.

§ 46. Das Zusammenwirken des Wurzeldrucks, der Wasserbewegung in den Stammgebilden und der Transpiration. — Für die Beurtheilung des Prozesses der Wasserbewegung im vegetabilischen Organismus ist es schliesslich noch von Wichtigkeit, nicht zu vergessen, dass das Gesammtresultat jenes Vorganges sich wesentlich von der Energie, mit der die einzelnen betheiligten Prozesse verlaufen, abhängig erweisen muss, und dass das Stattfinden eines Vorganges einen erheblichen Einfluss auf den Verlauf eines anderen Vorganges ausüben kann.

Wenn die Transpiration der Gewächse zur Zeit des Erwachens der Vegetation im Frühling sehr gering ist, so wird das Wasser, welches unter Vermittelung des Wurzeldrucks in den Holzkörper des Stammes hineingepresst wird, nicht in dem Maasse, wie dasselbe in die Pflanze übergeht, verbraucht. Es muss sich deshalb ein erhebliches Flüssigkeitsquantum im Organismus ansammeln und bei Verletzung desselben ausfliessen. Ich fand in der That, dass aus Bohrlöchern, die ich im Frühjahr an Birken anbrachte, deren Blätter noch nicht entfaltet waren, sofort Saft ausfloss. Kurze Zeit darauf, nachdem die Blätter sich entfaltet hatten, und eine lebhaftere Transpiration der Birken begonnen hatte, hörte der Saftausfluss aber auf. Derselbe war während des Sommers niemals zu constatiren; die Untersuchungsobjecte sogen vielmehr jetzt, wenn das Glasrohr, welches in das Bohrloch eingeführt worden war, mit seiner freien Oeffnung unter Wasser getaucht wurde, dieses Wasser ein. In Folge der Transpiration war also auf jeden Fall ein grosser Theil des Saftes aus den Hohlräumen des Holzkörpers der Bäume verschwunden. Die Luft in den Gefässen muss unter negativem Druck gestanden haben, und aus diesem Grunde wurde das Wasser durch den Luftdruck in den Pflanzenkörper hineingepresst. Ich habe auch beobachtet, was sich unter Berücksichtigung des Gesagten leicht erklärt, dass zur Zeit lebhafteren Wurzeldrucks in den Birken, lediglich in der Nacht und am Morgen Saft aus den Bohrlöchern austrat;

[1]) Vergl. Unger, Anat. u. Phys. d. Pflanzen. 1855. pag. 333.

am Tage, wenn die Wasserverdunstung der Pflanzen energischer wurde, hörte der Saftausfluss auf.

Dass der Wurzeldruck in den Gewächsen aber auch im Sommer zur Geltung kommen kann, unterliegt keinem Zweifel. Werden die oberirdischen Theile solcher Pflanzen, die vor irgend lebhafterer Transpiration geschützt waren, während der warmen Jahreszeit dicht über dem Boden abgeschnitten, so tritt sofort Flüssigkeit aus deren Wurzelstöcken hervor. Der Saftausfluss ist zunächst am lebhaftesten und nimmt allmählich ab. Wenn die Pflanzen vor der Verletzung stark transpirirt hatten, so liefert der Wurzelstock zunächst keinen Saft; er saugt sogar Wasser, mit dem die Wundfläche in Contact geräth, ein. Erst allmählich macht sich ein Saftausfluss geltend.

Es ist gewiss, dass in stark transpirirenden Pflanzen keine einzige Zelle, selbst keine Wurzelzelle, das höchste Maass des Turgors zeigt,[1]) und dass unter solchen Verhältnissen der Wurzeldruck gar nicht zu Stande kommt. Dann wird die Wasserbewegung in den Gewächsen wesentlich unter Vermittelung der durch die Wasserverdunstung eingeleiteten Imbibitionsprozesse erfolgen müssen. Und in der That hat man gefunden, dass die Saftmengen, welche in Folge des Wurzeldrucks in den Holzkörper beblätterter Pflanzen hineingepresst werden, wohl niemals, selbst dann nicht, wenn die denkbar günstigsten Bedingungen für das Zustandekommen des letzteren herrschen, hinreichen, um die gesammten Transpirationsverluste zu decken. Man hat nämlich gefunden, dass aus den Wurzelstöcken von Pflanzen weit weniger Saft ausfliesst, als die abgeschnittenen beblätterten Stengel derselben Pflanzen, aufzusaugen vermögen.[2]) So z. B. betrug die Saugung des Gipfels einer Tabakpflanze in 5 Tagen 200 Cc., während der Wurzelstock in derselben Zeit nur 15,7 Cc. Flüssigkeit ausschied.

Wenn die Transpiration während längerer Zeit mit grosser Energie stattfindet, und den Pflanzen überdies nur relativ kleine Wassermengen im Boden zur Disposition stehen, so genügt das von den Wurzeln aufgenommene Wasserquantum häufig nicht, um den Blättern hinreichende Feuchtigkeitsmengen zuzuführen. Die Gewächse müssen unter diesen Umständen welken, und diese Erscheinung beobachtet man ja häufig genug, bei der Betrachtung der Vegetation am Abend nach heissen Sommertagen.[3]) Der Turgor der Zellen der Blätter ist erheblich deprimirt, und diese

[1]) Es liegt auf der Hand, dass die Pflanzen, wenn ihre Zellen auch nicht das höchste Maass des Turgors zeigen, doch noch nicht welk zu sein brauchen. Der welke Zustand tritt erst ein, wenn der Turgor beträchtlich sinkt.

[2]) Vergl. Sachs, Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl., pag. 661 und H. de Vries, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 287.

[3]) Uebrigens können die Pflanzen auch welken, wenn ihre Wurzeln sich mit einem wasserreichen Boden in Berührung befinden. Wenn nämlich die Temperatur eines solchen Bodens keine hohe ist, so wird keine hinreichende Wassermenge aufgesogen, um die Transpirationsverluste zu decken.

Organe hängen mehr oder minder schlaff herab, aber sie nehmen bei erneuter lebhafterer Wasserzufuhr oder verminderter Transpiration ihr normales Aussehen wieder an.

Im Zusammenhange mit den hier berührten Verhältnissen muss noch auf das sehr merkwürdige Verhalten abgeschnittener Pflanzentheile hingewiesen werden.[1]) Schneidet man Sprosse in der Luft ab und stellt sie mit der Schnittfläche in Wasser, so tritt das Welken derselben alsbald ein, im Allgemeinen um so früher, je länger sich die Schnittfläche mit der Luft in Contact befand. Dieses schnelle Welken kann man verhindern, wenn man den Spross nicht in der Luft, sondern unter Wasser von der Mutterpflanze abtrennt und dafür sorgt, dass die Schnittfläche gar nicht mit Luft in Berührung geräth. Sachs sowie H. de Vries sind der Ansicht, dass das schnelle Welken der in Luft abgeschnittenen und dann in Wasser gestellten Sprosse eine Folge der schnell veränderten Leitungsfähigkeit des Pflanzengewebes für Wasser sei, welche ihrerseits durch Wasserverlust der sich direkt mit der Luft in Contact befindenden Zellen an der Schnittfläche bedingt werde und in einer nicht näher bekannten Veränderung des Zustandes dieser Zellen bestehe. Von solchen Gesichtspunkten aus suchen die genannten Forscher auch die folgenden Phänomene zu erklären.

Wenn man in welke Sprosse Wasser unter Druck hineinpresst, so werden dieselben wieder turgescent. Dasselbe ist der Fall, wenn man von solchen Sprossen, die in der Luft abgeschnitten worden sind, dann einige Zeit im Wasser gestanden haben und welk geworden sind, ein hinreichend langes Stück über der ersten Schnittfläche unter Wasser abschneidet. Es verliert eben nur das Gewebe des unteren Theiles eines in der Luft abgeschnittenen Sprosses die normale Wasserleitungsfähigkeit, und daher genügt die Entfernung dieser Partie des Pflanzentheiles, um denselben auf's Neue turgesciren zu sehen.[2])

---

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch, pag. 654, und H. de Vries, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1, pag. 297,

[2]) Neuerdings hat sich auch Höhnel (vergl. Haberlandt's wissensch.-prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, Bd. 2, pag. 120, sowie botan. Zeitung 1879, pag, 319) mit der Frage nach den Ursachen des Welkens abgeschnittener Sprosse beschäftigt. In den citirten Abhandlungen macht Höhnel auf verschiedene beachtenswerthe Momente aufmerksam, aber jene Anschauung, dass das Pflanzengewebe an sich in Contact mit der Luft Veränderungen erfahren kann, wodurch die Wasserleitungsfähigkeit desselben sehr vermindert wird, erachtet er für unhaltbar. Ueber das Wesen dieser Veränderung sind wir allerdings noch nicht unterrichtet; dass sie faktisch zur Geltung kommt und neben den von Höhnel hervorgehobenen Momenten sehr bedeutungsvolle Folgen hat, scheint mir aber unzweifelhaft und auch durch Angaben von Sachs (vergl. Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag, 316) noch speciell bestätigt zu sein.

Achtes Kapitel.

Die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen.

§ 47. Allgemeines. — Es ist bereits an einer anderen Stelle dieses Buches mit Nachdruck betont worden, dass der Vegetation, wenn sie sich normal entwickeln soll, bestimmte Mineralstoffe zur Disposition stehen müssen. Die Wurzeln der Gewächse sind nun in erster Linie als diejenigen Organe anzusehen, denen neben der Aufgabe, das Wasser aufzusaugen, ebenfalls diese Aufgabe zufällt, den Organismus mit hinreichenden Mineralstoffmengen zu versorgen, und es wird sich in diesem Kapitel darum handeln, zu untersuchen, welche Prozesse sich bei dem Zustandekommen der beregten Function der Wurzeln geltend machen.

Es musste den Beobachtern auffallen, dass verschiedene Pflanzen, deren Wurzeln sich in ein und demselben Medium (Boden oder Wasser) entwickeln, die einzelnen Mineralstoffe trotzdem keineswegs in demjenigen Verhältnisse, in welchem sich dieselben in jenem Medium vorfanden, enthielten. So ermittelte z. B. Schulz-Fleeth[1]) die folgenden Kali-, Kalk- und Phosphorsäurequantitäten in 1000 Theilen Wasser und in je 100 Theilen Asche der folgenden in jenem Wasser erwachsenen Pflanzen:

	1000 Theile Wasser enthielten	100 Theile der Asche von *Chara* enthielten	100 Theile der Asche von *Hottonia* enthielten
K_2O	0,0054	0,49	8,34
CaO	0,0533	54,73	21,29
P_2O_5	0,0006	0,31	2,88

Ueberblickt man diese Zahlen, so zeigt sich, dass das Verhältniss von Kali zum Kalk im Wasser etwa = 1 : 10, in der Asche von *Chara* etwa = 1 : 108 und in der Asche von *Hottonia* etwa = 1 : 2,5 ist. Solche Erfahrungen haben die älteren Physiologen wohl auf die Vermuthung gebracht, dass jede Pflanze den verschiedenen Mineralstoffen gegenüber ein Wahlvermögen zeige und unter Vermittlung vitaler Kräfte diese oder jene Stoffe in besonders erheblichen Mengen aufsauge. Eine derartige Anschauung entspricht dem heutigen Standpunkte unserer Wissenschaft durchaus nicht. Die moderne Physiologie sucht vielmehr alle Lebenserscheinungen von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten aus zu erklären, und gelingt dies nicht, so sieht man sich dennoch keineswegs veranlasst, auf das Princip der Lebenskraft zurückzugreifen, sondern man bleibt sich des Umstandes wohl bewusst, dass unsere heutigen Untersuchungsmethoden nicht entfernt ausreichen, um den wahren Ursachen vieler physiologischer Prozesse im vegetabilischen Organismus auf den Grund zu kommen.

Die Fragen nach denjenigen Ursachen, welche bei der Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen wirksam sind, können heute noch keineswegs in durchaus befriedigender Weise beantwortet werden, aber es ist allerdings bereits möglich, auf verschiedene wichtige Gesichtspunkte, welche bei der

[1]) Vergl. Schulz-Fleeth, Poggd. Annal. 1851. Bd. 160. pag. 80.

Lösung der bezüglichen Probleme nicht aus dem Auge gelassen werden dürfen, hinzuweisen, und dies soll vor allen Dingen im Nachfolgenden geschehen.

Es leuchtet von vornherein ein, dass sich die Verhältnisse der Mineralstoffaufnahme am einfachsten gestalten werden, wenn die Wurzeln sich lediglich mit Wasser, in welchem verschiedene Stoffe in Lösung vorhanden sind, in Contact befinden. Viel verwickelter sind die Verhältnisse dann, wenn die Pflanzen im Boden wurzeln. Unter solchen Umständen nehmen die Wurzelzellen die Mineralstoffe natürlich ebenfalls in gelöster Form auf, denn die ganze Beschaffenheit der Wurzelzellen ist ja eine derartige, dass nur in Lösung vorhandene Mineralstoffe in dieselben eintreten können. Aber woher stammen diese Lösungen im Boden?

Zunächst ist klar, dass das vom Boden festgehaltene oder auch frei in demselben circulirende Wasser bestimmte Pflanzennährstoffe in Lösung enthält. Das Wasser der meteorischen Niederschläge führt schon verschiedene Körper, die dasselbe aus der Atmosphäre aufnahm, in Lösung, wenn es mit dem Boden in Berührung gelangt. Nunmehr wirkt das Wasser aber weiter auf viele Bodenbestandtheile lösend und zersetzend ein, und die in Folge der Zersetzung organischer Substanzen im Boden entstehende Kohlensäure trägt nicht wenig dazu bei, den Gehalt der Bodenflüssigkeit an Pflanzennährstoffen noch mehr zu steigern. Es ist aber von besonderem Interesse, dass die Pflanzenwurzeln nicht nur im Stande sind, dem Organismus die in der Bodenflüssigkeit vorhandenen Substanzen gleichzeitig mit dem Wasser zuzuführen, sondern dass denselben überdies noch die Fähigkeit zukommt, ein nicht unerhebliches Quantum von Pflanzennährstoffen, welches zunächst noch im ungelösten Zustande im Boden zugegen ist, durch eigenthümliche Prozesse, die wir weiter unten specieller zu betrachten haben, selbst in Lösung überzuführen, und schliesslich aufzunehmen.

§ 48. Das Verhalten der Wurzeln in Berührung mit Nährstofflösungen. — Ich sehe hier zunächst völlig davon ab, dass den Pflanzenwurzeln, wie soeben bemerkt, die Fähigkeit zukommt, auf gewisse Bodenbestandtheile lösend einzuwirken. Dagegen soll es in diesem Paragraphen unsere Aufgabe sein, das Verhalten der Wurzeln bereits vorhandenen Lösungen gegenüber näher ins Auge zu fassen, und vor allen Dingen muss es sich darum handeln, die in dieser Beziehung auf experimentellem Wege festgestellten Thatsachen näher kennen zu lernen.

Die ersten eingehenderen Studien über die Salzaufnahme seitens der Pflanzenwurzeln sind von de Saussure durchgeführt worden.[1] Derselbe experimentirte mit *Polygonum Persicaria* sowie *Bidens canabina*, und er stellte die aus dem Boden gehobenen Untersuchungsobjecte so lange in destillirtes Wasser, bis die Wurzelspitzen der Pflanzen sich zu verlängern

[1] Vergl. de Saussure, Recherches sur la végétation. 1804, pag. 247.

begannen. Darauf wurden die Gewächse mit Salzlösungen in Berührung gebracht; sie verweilten in denselben so lange, bis das Volumen der Lösungen sich in Folge der Flüssigkeitsaufnahme seitens der Wurzeln auf die Hälfte vermindert hatte. Hätten die Pflanzenwuzeln die Lösungen genau in derjenigen Concentration, in welcher dieselben den Untersuchungsobjecten dargeboten wurden, aufgenommen, so würden die Lösungsrückstände nach Abschluss der Versuche genau die Hälfte der ursprünglich den Pflanzen dargebotenen Stoffe enthalten haben müssen. Es ergab sich aber, dass die Gewächse statt 50% nur die folgenden Mengen der einzelnen Salze aufgenommen hatten:

	Polygonum Persicaria.	*Bidens canabina.*
Chlorkalium . . .	14,7%	16,0%
Chlornatrium . . .	13,0 „	15,0 „
Chlorammonium . .	12,0 „	17,0 „
Schwefels. Natron .	14,4 „	10,0 „
Salpeters. Kalk . .	4,0 „	8,0 „

Die Ergebnisse dieser sowie anderweitiger Beobachtungen Saussure's berechtigen also zu dem Schluss, dass die Pflanzenwurzeln die ihnen zur Disposition stehenden Nährstofflösungen nicht als solche absorbiren, sondern dass sie relativ viel Wasser und verhältnissmässig wenig Salz aufsaugen. (Saussure'sches Gesetz.) Weitere Versuche de Saussure's, bei deren Ausführung derselbe den Pflanzen nicht ein Salz allein, sondern gleichzeitig gleiche Quantitäten verschiedener Substanzen zur Disposition stellte, haben ergeben, dass die Pflanenzwurzeln die einzelnen Salze, welche nebeneinander in den Lösungen vorhanden waren, nicht in den nämlichen Mengen aufnahmen.

Den Untersuchungen Saussure's hat man lange Zeit hindurch keine weitere Aufmerksamkeit zugewandt; erst neuerdings ist die Bahn, welche jener Gelehrte betreten hatte, weiter verfolgt worden, und zwar ist es das Verdienst von W. Wolf,[1]) sehr eingehende Studien über die Mineralstoffaufnahme seitens der Bohnen, sowie Maispflanzen durchgeführt zu haben. Ebenso beschäftigte sich Knop[2]) mit den uns an dieser Stelle interessirenden Fragen, und wenn ich die Hauptresultate der Untersuchungen über die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzenwurzeln kurz zusammenfassen soll, so wäre etwa das Folgende geltend zu machen:

1. Aus den Lösungen verschiedener Salze, mögen dieselben auch die gleiche Concentration besitzen, nimmt eine und dieselbe Pflanze mit denselben Wassermengen nicht die gleichen Salzquantitäten auf.

2. Unter gewissen Umständen (bei erheblicher Concentration der Lösungen) nehmen die Pflanzen aus Lösungen, mit denen sie sich in Berührung befinden, relativ weniger Salz als Wasser auf.

---

[1]) Vergl. W. Wolf, Versuchsstationen, Bd. 6, pag. 231 u. Bd. 7, pag. 193.

[2]) Vergl. Knop, Kreislauf des Stoffs, Bd. 1, pag. 655 u. Bd. 2, pag. 239.

3. Unter anderen Umständen (bei geringer Concentration der Lösungen) treten aus den Salzlösungen relativ grössere Salz- als Wasserquantitäten in den vegetabilischen Organismus über.[1])

4. Stehen einer Pflanze gleichzeitig verschiedene Salze in ein und derselben Lösung zur Disposition, so übt häufig die Anwesenheit eines Salzes einen Einfluss auf die Aufnahme eines anderen Salzes aus.

Für die Beurtheilung derjenigen Erscheinungen, welche sich bei der Salzaufnahme seitens der Wurzeln geltend machen, und die, wie betont werden muss, in genauester Beziehung zu jenen bei der Bewegung der Mineralstoffe in den Pflanzen selbst zu Stande kommenden Phänomenen stehen, ist vor allen Dingen nicht zu vergessen, dass die Gewächse keineswegs immer als einfache Saugapparate fungiren.

Zwar besitzt die Transpiration, wie bereits im 45. Paragraphen hervorgehoben wurde, und damit die lebhafte Wasserströmung in den Pflanzen, eine grosse Bedeutung für die Mineralstoffaufnahme der Gewächse, denn ohne das Stattfinden dieser Prozesse könnten namentlich den Assimilationsorganen der Sträucher und Bäume die nur in relativ geringer Menge in der Bodenflüssigkeit gelösten Mineralstoffe nicht schnell genug und nicht in genügender Menge zugeführt werden.[2]) Aber es darf weiter nicht übersehen werden, dass noch anderweitige Factoren maassgebend für den Modus der Salzaufnahme der Pflanzen sind. Dieselben erscheinen namentlich für submerse Gewächse und zur Zeit schwacher Transpiration (z. B. in der Nacht) auch für jene Pflanzen von Bedeutung, welche unter geeigneten Umständen reichliche Wassergasmengen an die Atmosphäre abgeben. Als solche Factoren, die neben der Transpiration noch von Bedeutung für die Salzaufnahme seitens der Pflanzen und für die Bewegung der Mineralstoffe im Organismus der Gewächse erscheinen, kommen namentlich die Prozesse der Imbibition, der gewöhnlichen Flüssigkeitsdiffusion und Osmose sowie die speciell im vegetabilischen Organismus zur Geltung kommenden physiologischen Vorgänge, welche den Verbrauch der Mineralstoffe normiren, in Betracht. Von diesen Gesichtspunkten aus wollen wir die vier Hauptresultate der Untersuchungen Saussure's, W. Wolf's und Knop's betrachten.

Zu 1. Dass ein und dieselbe Pflanze aus Lösungen verschiedener Salze von gleicher Concentration nicht dieselben Salzmengen aufnimmt, wird zum Theil bereits verständlich, wenn man sich an das immer wieder aufs Neue bei der Ausführung der Untersuchungen über das Wesen der osmotischen Prozesse constatirte Ergebniss erinnert, wonach verschiedene Salze ein und dieselbe Membran mit ungleicher Geschwindigkeit passiren. Namentlich

[1]) Dieses zuerst von W. Wolf festgestellte Resultat zeigt also, dass das sogen. de Saussure'sche Gesetz keine allgemeine Gültigkeit besitzt.

[2]) Neuerdings hat namentlich Sachs (vergl. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, pag. 297) mit besonderem Nachdruck auf die Bedeutung der Transpiration für die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen hingewiesen. Vergl. auch Schlösing, Compt. rend., T. 69, pag. 363.

ist hier aber daran zu erinnern, dass diejenigen Körper, welche in der Pflanze in Folge physiologischer Prozesse in erheblichen Mengen verarbeitet werden, auch in beträchtlichen Quantitäten aufgenommen werden müssen. Erfährt ein Stoff im vegetabilischen Organismus keine Verarbeitung, so wird der Pflanzensaft alsbald relativ reich an dieser Substanz sein, und es liegt keine Ursache zur weiteren Aufnahme derselben von aussen vor. Wenn aber ein Körper im Organismus verbraucht wird, also aus dem Zellsafte verschwindet und dadurch seines osmotischen Gegendrucks verlustig geht, so wird die Pflanze neue Quantitäten dieser Verbindung aufnehmen können.

Zu 2. Die Erscheinung, dass die Pflanzen aus concentrirteren Salzlösungen, mit denen sich ihre Wurzeln in Berührung befinden, relativ wenig Salz, aber viel Wasser aufnehmen, erklärt sich in folgender Weise. Die von den Pflanzen aufgenommenen Salze können nur in beschränkten Quantitäten im Organismus verarbeitet werden. Die Pflanzensäfte müssen daher alsbald die Concentrationsverhältnisse der den Wurzeln zur Disposition stehenden Salzlösungen annehmen, wodurch der ferneren Salzaufnahme ein Ziel gesetzt wird, während die Wasseraufnahme seitens der Pflanze ungehindert fortdauern kann.

Zu 3. Die Erscheinung, dass die Pflanzen den Salzlösungen relativ viel Salze und relativ wenig Wasser entziehen, muss sich namentlich dann geltend machen, wenn man es mit verdünnten Lösungen solcher Stoffe zu thun hat, die in den Zellen der Gewächse eine ausgedehntere Verarbeitung erfahren.[1]) Diese Stoffe gehen in Folge dessen ihres osmotischen Gegendrucks verlustig, und die Diffusionsprozesse führen eine erneute Aufnahme derselben von aussen herbei. Ebenso müssen schwach transpirirende Pflanzen den Salzlösungen relativ wenig Wasser aber relativ viel Salz entziehen.

Zu 4. Zur Erklärung der Erscheinung, dass die Aufnahme eines Körpers seitens der Pflanzen durch die Gegenwart anderer beeinflusst wird, ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, dass z. B. nach Niewerth[2]) das osmotische Verhalten eines Körpers selbst ausserhalb des Organismus durch die Gegenwart eines anderen Körpers modificirt wird. Wenn ferner z. B. eine Verbindung die Verarbeitung einer zweiten Verbindung in den Pflanzenzellen beschleunigt, so muss diese letztere bei Gegenwart jener ersteren in grösseren Quantitäten als bei Abwesenheit derselben von aussen aufgenommen werden.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen bezwecken allein, den Leser ganz im Allgemeinen über das Verhalten der Pflanzenwurzeln Salzlösungen gegenüber zu orientiren. Einer specielleren Behandlung der berührten

[1]) In der That werden nach Knop's Untersuchungen vollständige Nährstofflösungen. mit denen sich Pflanzenwurzeln in Berührung befinden, vor allen Dingen an Kali, Salpetersäure, Phosphorsäure und Schwefelsäure erschöpft.

[2]) Vergl. Niewerth, Inaugural-Dissert. Jena, 1875.

Verhältnisse stellen sich überhaupt heute noch erhebliche Schwierigkeiten in den Weg, da die experimentellen Forschungen über die Mineralstoffaufnahme seitens der Pflanzen bis jetzt keineswegs zu einem auch nur einigermaassen befriedigenden Abschlusse gebracht worden sind. Namentlich ist es nothwendig, die Fragen nach dem Modus der Salzaufnahme stark transpirirender Pflanzen einer-, und schwach verdunstender Gewächse andererseits, mehr, als dies seither geschehen, aus einander zu halten. Ich möchte an dieser Stelle übrigens noch betonen, dass die Salze, welche den Wurzelzellen zur Aufnahme zur Verfügung stehen, in vielen Fällen gewiss nicht als solche in den pflanzlichen Organismus übertreten, sondern dass jene Salze vielmehr häufig unter dem Einfluss der Pflanzenzellen selbst eine Zersetzung erleiden. Dafür sprechen namentlich die Resultate gewisser Beobachtungen von Knop, Sachsse, Lehmann, Schreber, W. Wolf[1]) und Biedermann,[2]) wonach die Zellen solcher Samen, die sich mit Gypslösungen oder Lösungen von Chloriden in Berührung befinden, diese Verbindungen zersetzen können, sowie die Erscheinung, dass Nährstofflösungen, in denen sich Pflanzenwurzeln entwickeln, leicht eine stärker saure oder eine alkalische Reaction annehmen können.[3])

§ 49. Das Verhalten der Wurzeln in Berührung mit dem Boden. — Wenn den Gewächsen in der Natur oder unter künstlich hergestellten Bedingungen allein wässerige Lösungen bestimmter Stoffe zur Disposition stehen, so werden sich die aufnehmenden Pflanzenzellen diesen letzteren gegenüber in der Weise verhalten, wie dies im vorigen Paragraphen angedeutet worden ist. Wenn die Gewächse sich aber in Contact mit Bodenmassen entwickeln, so machen sich noch eine Reihe anderweitiger Erscheinungen geltend, und für das Verständniss derselben ist namentlich auf das Nachstehende hinzuweisen.

1. Wenn eine Lösung, in der z. B. Kali- oder Ammoniaksalze vorhanden sind, mit Bodenmassen in Contact geräth, so macht sich die merkwürdige Erscheinung geltend, dass jenen Lösungen mehr oder minder erhebliche Quantitäten des Kalis oder Ammoniaks entzogen werden. Die Fähigkeit des Bodens, in der angedeuteten Weise auf eine Salzlösung einzuwirken, wird durch sein „Absorptionsvermögen“ bedingt. An der Ausbildung der Lehre von den Absorptionserscheinungen hat sich eine grosse Anzahl hervorragender Naturforscher betheiligt. (Bronner, Thompson, Way, Peters, Liebig, Henneberg, Stohmann, Knop, A. Mayer etc.). Ich habe ebenfalls einige Untersuchungen über die in Rede stehende wichtige Bodeneigenschaft durchgeführt, aber es liegt mir fern, hier genauer auf die Resultate derselben sowie auf diejenigen anderer Beobachter

[1]) Vergl. Knop, Kreislauf des Stoffs. Bd. 2. pag. 200.

[2]) Vergl. Biedermann, Versuchsstationen. Bd. 9. pag. 372.

[3]) Vergl. A. Mayer, Lehrbuch d. Agriculturchemie, 2. Aufl, Bd. 1, pag. 278 und Knop, Kreislauf d. Stoffs, Bd. 1, pag. 603.

einzugehen.[1]) Nur wenige Punkte müssen an dieser Stelle hervorgehoben werden.

Nicht alle Pflanzennährstoffe werden in gleichem Maasse von den Bodenbestandtheilen absorbirt. Ammoniak, Kali sowie Phosphorsäure absorbirt der Boden sehr lebhaft. Kalk, Magnesia, Natron, Schwefelsäure und Kieselsäure vermag der Boden nur in relativ geringen Mengen zu absorbiren. Chlor sowie Salpetersäure werden nicht vom Boden gebunden. Es ist möglich, dass nicht nur die Basis, sondern ebenso die Säure desselben Salzes vom Boden absorbirt wird (z. B. phosphorsaures Kali). Unter Umständen wird allein die Basis, oder allein die Säure eines Salzes, welches in gelöster Form mit Bodenmassen in Contact geräth, von diesen festgehalten. Was die Ursachen der Absorptionserscheinungen anbelangt, so glaube ich daran festhalten zu müssen, dass die Absorptionsprozesse als physikalisch-chemische Vorgänge angesehen werden müssen. Ich habe diese Anschauungsweise in meinen naturwissenschaftlichen Grundlagen der Bodenkunde näher zu begründen versucht und bin der Ansicht, dass die Salztheilchen den Lösungen seitens der Bodenpartikelchen zunächst unter Vermittelung rein physikalischer Kräfte (Adhäsionskräfte) entzogen werden. Damit allein kommt aber noch keine eigentliche Absorption zu Stande; diese erfolgt erst, wenn gewisse Bestandtheile der Bodenelemente mit den Salzmolekülen in chemische Wechselwirkung treten. Die Natur der zur Geltung kommenden chemischen Prozesse kann allerdings eine sehr mannigfaltige sein. Häufig ist der Verlauf der Vorgänge ein derartiger, dass, wenn der Boden z. B. mit einem Salz in Berührung gelangt, dessen Basis absorbirt wird, dessen Säure der Boden aber nicht zu binden vermag, die Bodenbestandtheile eine der Menge der absorbirten Basis äquivalente Quantität einer anderen Basis abgeben, die sich ihrerseits mit der nicht absorbirbaren Säure chemisch verbindet. Das neu entstandene Salz bleibt in der Bodenflüssigkeit gelöst.

2. Es liegt auf der Hand, dass die Wassermassen, welche von den absorptionsthätigen Bodenbestandtheilen durch Adhäsionskräfte festgehalten werden oder sich im ungebundenen Zustande zwischen den Bodenelementen bewegen, trotz des Absorptionsvermögens dieser letzteren dennoch gewisse Mineralstoffquantitäten in Lösung enthalten können. Denn wenn die Bodenflüssigkeit reich an diesen oder jenen Stoffen ist, so wird häufig nicht die Gesammtmenge derselben absorbirt, und ebenso darf nicht übersehen werden, dass die absorbirten Stoffe, wenngleich sie in Folge der erwähnten chemischen Prozesse unzweifelhaft in die Constitution der compacten Bodenelemente eingetreten sind, keineswegs in einen absolut unlöslichen, sondern nur in einen schwer löslichen Zustand übergeführt werden. Absorbirte Körper können nachgewiesenermaassen aufs Neue von der Boden-

[1]) Ich verweise den Leser auf meine umfänglichen Darstellungen über die Absorptionserscheinungen in meinen naturwissenschaftl. Grundlagen d. allgem. landwirthschaftl. Bodenkunde, 1876. pag. 308.

flüssigkeit in Lösung gebracht werden, und somit ist es gewiss, dass den Pflanzenwurzeln, die sich in Contact mit Bodenmassen entwickeln, neben absorbirten, ebenso bereits in Lösung vorhandene Nährstoffe zur Disposition stehen. Aber immerhin ist die Menge dieser letzteren eine nicht sehr erhebliche. Dies gilt ganz insbesondere für das Kali, das Ammoniak sowie die Phosphorsäure, denn diese Körper sind einerseits nur in verhätnissmässig minimalen Quantitäten im Boden vorhanden, und die Erdtheilchen absorbiren dieselben andererseits besonders lebhaft. Wir gelangen daher schon von vornherein zu dem Resultate, dass den aufnehmenden Wurzelzellen die Fähigkeit zukommen muss, den Bodenmassen absorbirte Stoffe entziehen zu können.

Der erste, der mit allem Nachdruck auf dies Vermögen der Wurzelzellen hingewiesen hat, ist Liebig[1]) gewesen. Im Anschluss an die Auseinandersetzungen dieses Naturforschers sind dann mannigfaltige Fragen, die sich auf die Mineralstoffaufnahme der Pflanzen beziehen, von verschiedenen Seiten eingehender behandelt worden. Ich muss aber darauf verzichten diese, ein vorwiegend praktisches Interesse beanspruchenden Fragen hier näher zu beleuchten, und möchte die Aufmerksamkeit des Lesers allein auf jene Untersuchungen hinlenken, welche den Zweck hatten, die Fähigkeit der Wurzeln, dem Boden absorbirte Stoffe zu entziehen, auf experimentellem Wege darzuthun.

3. Zunächst ist auf die von Nägeli und Zöller[2]) sowie von Stohmann[3]) durchgeführten Vegetationsversuche über die Aufnahme absorbirter Nährstoffe hinzuweisen. Der letztere stellte seine Untersuchungen z. B. in der folgenden Weise an: Es wurde Torf mit einer Flüssigkeit, welche verschiedene Nährstoffe enthielt (Mistjauche) in Berührung gebracht, so dass der Torf die letzteren absorbiren konnte. Dann wurde der Torf 3 Wochen lang mit grossen Wassermengen ausgewaschen. Mit dem auf diesem Wege gewonnenen Material (ganz gesättigter Torf) wurden zwei Töpfe angefüllt. Zwei andere Töpfe empfingen eine Mischung, die aus gleichen Theilen des gesättigten und rohen Torfes bestand (halb gesättigter Torf). In zwei weitere Töpfe wurde eine Mischung, die aus 1 Theil gesättigtem und 3 Theilen rohem Torf bestand, eingefüllt ($^1/_4$gesättigter Torf). Endlich wurden noch zwei Töpfe mit rohem Torf beschickt. Am 16. Mai wurden in jeden Topf 5 Maiskörner ausgesäet. Das Bodenmaterial wurde durch Begiessen mit destillirtem Wasser gleichmässig feucht erhalten, und es zeigte sich, dass sich die Pflanzen in Contact mit ganz gesättigtem Torf durchaus normal entwickelten, ja sogar schliesslich reife Samen producirten, während die Pflanzen im rohen Torf klein blieben und bald abstarben. Die Untersuchungsobjecte im halb oder $^1/_4$ gesättigten Torf bildeten sich

[1]) Vergl. Liebig, Annal. d. Chem. u. Pharm. Bd. 105. pag. 139.
[2]) Vergl. Nägeli und Zöller, Versuchsstationen. Bd. 5. pag. 40.
[3]) Vergl. Stohmann, Versuchsstationen. Bd. 6. pag. 424.

zwar nicht so kräftig wie die im ganz gesättigten aus; sie entwickelten sich aber dennoch ziemlich normal.

Die Resultate der mitgetheilten Untersuchungen beweisen nun übrigens noch nicht unzweifelhaft, dass den Wurzelzellen die Fähigkeit zukommt, den Bodenelementen im absorbirten Zustande vorhandene Pflanzennährstoffe unmittelbar zu entziehen. Denn man kann annehmen, dass das destillirte Wasser, welches zur Durchfeuchtung der Torfmassen diente, denselben die absorbirten Körper allmählich entzog, so dass den aufnehmenden Wurzelzellen eine Nährstofflösung zur Disposition stand. Aus diesem Grunde ist es nothwendig, hier noch den directen Beweis dafür zu liefern, dass die Pflanzenwurzeln im Stande sind, im ungelösten Zustande vorhandene mineralische Massen anzugreifen.

Wenn man polirte Gesteinplatten auf den Boden passender Töpfe legt, die Platten mit Erde bedeckt und in diese Samen aussäet, so werden die sich entwickelnden Wurzeln bei ihrem nach abwärts gerichteten Wachsthum alsbald auf jene Gesteinplatten treffen und sich, diesen dicht anschmiegend, auf denselben ausbreiten. Bei der Ausführung derartiger Versuche, die namentlich von Sachs[1]) unter Benutzung von Marmor-, Dolomit-, Magnesit- sowie Osteolithplatten und sehr verschiedener Pflanzen durchgeführt worden sind, zeigte sich schliesslich, dass die Wurzeln im Stande sind, das Gestein an den Contactstellen aufzulösen und ein mehr oder minder scharf begrenztes Bild ihres Verlaufes auf demselben zurückzulassen. Danach unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass die Pflanzenwurzeln, wie sie unter besonderen Umständen im Stande sind, Gesteinplatten zu corrodiren, ebenso unter natürlichen Verhältnissen lösend und zersetzend auf die Bodenbestandtheile einwirken. Auf diese Weise können aber nicht allein absorbirte Stoffe, sondern ebenso geringe Mengen solcher Körper, die sich von vorn herein an der Zusammensetzung der compacten Bodenelemente betheiligten, in Lösung übergeführt werden, um schliesslich in den vegetabilischen Organismus selbst überzugehen.

Handelt es sich schliesslich darum, die Ursachen, welche das Zustandekommen der Corrosionserscheinungen bedingen, festzustellen, so ist in erster Linie darauf hinzudeuten, dass sich die aufnehmenden Wurzelzellen (namentlich die Wurzelhaare) den compacten Bodenelementen überaus dicht anschmiegen, förmlich mit ihnen verwachsen, und somit in den innigsten Contact mit denselben gerathen. Die im imbibirten Zustande in den Membranen der erwähnten Zellen vorhandene Flüssigkeit enthält Kohlensäure und vielleicht auch diese oder jene organische Verbindung in Lösung. Diese Flüssigkeit wird also an den Contactstellen zwischen den Bodenelementen und den Pflanzenzellen lösend und zersetzend auf die Erdtheilchen oder grösseren Gesteinbruchstücke einwirken müssen, also zur Entstehung löslicher Verbindungen Veranlassung geben, die unmittelbar in

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. pag. 188.

die Pflanzenzellen überzutreten vermögen. Zur Veranschaulichung der erwähnten Verhältnisse hat Zöller auf Anregung Liebig's das folgende Experiment angestellt. Es wurde ein Glasgefäss mit angesäuertem Wasser angefüllt, über die Oeffnung des Glases eine thierische Membran gebunden, so dass jene Flüssigkeit die untere Fläche der Haut berührte, und auf die nach aussen gewandte Seite der Membran gelangten schliesslich Stückchen von phosphorsaurem Kalk. Die saure Flüssigkeit imbibirte die Membran, wirkte lösend auf das Phosphat ein, so dass sich in dem angesäuerten Wasser die Anwesenheit von phosphorsaurem Kalk alsbald constatiren liess. Das Resultat des erwähnten Versuchs zeigt demnach schlagend, dass Flüssigkeiten, die im imbibirten Zustande in Membranen vorhanden sind, lösend auf solche Körper, welche sich mit diesen Membranen in innigem Contact befinden, einwirken können, und damit fällt zugleich ein helles Licht auf die Ursachen, welche das Zustandekommen der durch die Wurzelzellen hervorgerufenen Corrosionserscheinungen bedingen.

Dritter Abschnitt.

Die Stoffwechselprozesse im vegetabilischen Organismus.

Erstes Kapitel.

Einleitende Bemerkungen.

§ 50. Begriffsbestimmung. — Es ist als eine unzweifelhaft feststehende Thatsache anzusehen, dass sämmtliche Pflanzen bestimmter organischer Verbindungen zur normalen Entwicklung bedürfen. Das organische Bildungsmaterial wird den Gewächsen entweder von aussen als solches zugeführt, oder sie erzeugen dasselbe selbst in ihrem Organismus. (Assimilation, Bildung von Proteïnstoffen). Diese in den Pflanzen producirten oder von denselben aufgenommenen organischen Stoffe erfahren in den Zellen selbst mannigfaltige Metamorphosen. Sie können zur Bildung für die Zwecke des Wachsthums der Gewächse geeigneter Verbindungen, zur Erzeugung sehr verschiedener anderweitiger Substanzen, die im Innern der Zellen abgelagert werden, dienen, ja sie erfahren sogar sehr allgemein tiefgreifende, mit Kohlensäure- sowie Wasserproduction verbundene Zersetzungen. In Folge der erwähnten Vorgänge werden aber nicht allein die für die Fortexistenz der Pflanzen nothwendigen Stoffe gebildet, sondern jene Prozesse führen ebenso zur Freiwerdung der für das Leben der Gewächse erforderlichen Kräfte, und im Folgenden wird es nunmehr unsere Aufgabe sein, diese Stoffwechselprozesse des vegetabilischen Organismus näher zu beleuchten.

Wenn man einen Blick auf die Lebensvorgänge in dem Organismus einer einzelligen Alge wirft, so zeigt sich, dass in diesem Falle in ein und derselben Zelle jene Vorgänge, welche zur Erzeugung stickstofffreier organischer Stoffe aus anorganischem Material führen, sowie Stoffwechselprozesse räumlich und zeitlich neben einander zur Geltung kommen können. Unter dem Einfluss des Lichtes ist das Zustandekommen des Assimilationsprozesses möglich; ebenso können Proteïnstoffe auf Kosten der erzeugten Assimilationsproducte und von aussen aufgenommener Stickstoffverbindungen gebildet werden, und gleichzeitig verlaufen mannigfaltige anderweitige

Stoffwechselprozesse in dem einzelligen Organismus. Mit der weitgehenden morphologischen Gliederung, welche die höheren Gewächse erfahren, geht, wie bereits an anderer Stelle erwähnt worden ist, auch eine ausgedehnte physiologische Arbeitstheilung Hand in Hand. Bestimmten Organen fällt unter solchen Umständen in erster Linie die Aufgabe zu, assimilatorisch thätig zu sein; andere besorgen die Wasser- sowie Mineralstoffaufnahme aus dem Boden, und wieder andere können z. B. in sofern für die Existenz der Pflanzen von Bedeutung sein, als sie sich allmählich während der Dauer einer Vegetationsperiode mit Reservestoffen, d. h. solchen Körpern anfüllen, die zunächst noch keine weitere Verwendung erfahren, sondern erst im kommenden Jahre für das erste Wachsthum junger Pflanzen oder neuer Sprosse Verwendung finden. So sammeln sich im Endosperm, im Perisperm oder in den Cotyledonen der Samen, in Knollen, Wurzeln oder holzigen Stammtheilen nicht selten erhebliche Reservestoffquantitäten an, und in dem Maasse, wie die Pflanzentheile, welche später während einer gewissen Periode auf Kosten der aufgespeicherten organischen Körper leben, zur Ausbildung gelangen, verschwinden die Inhaltsstoffe der genannten Reservestoffbehälter. Wenn aber nicht alle Organe höherer Pflanzen im Stande sind, das organische Material, welches für die Weiterentwicklung des Organismus unentbehrlich ist, zu erzeugen, so leuchtet von selbst ein, dass in der Pflanze Stoffbewegungen zu Stande kommen müssen. die den Uebertritt bestimmter Substanzen aus einem Pflanzentheil in andere vermitteln. Die Wurzelzellen sind z. B. nicht im Stande, organische Körper durch Assimilation zu erzeugen. Sie bedürfen aber organischer Stoffe für die Zwecke des Wachsthums, und es müssen ihnen dieselben also aus den oberirdischen, grünen Organen zugeführt werden.

Während es, wie im ersten Abschnitt gezeigt worden, keine besonderen Schwierigkeiten hat, die Eigenthümlichkeiten des Assimilationsprozesses scharf zu charakterisiren, gelingt es eineswegs so leicht, die allgemeinen Merkmale der Stoffwechselprozesse anzugeben. Das Wesen des Stoffwechsels ist darin zu suchen, dass in den Pflanzen vorhandene organische Substanzen in anderweitige Körper übergeführt werden, und zwar kann bei diesen Vorgängen eine Bildung von Kohlensäure und Wasser sowie anderer Gase erfolgen, oder es kann dies unterbleiben. Zur Charakteristik der Stoffwechselvorgänge ist noch das Folgende hervorzuheben, und namentlich darf der Unterschied, der zwischen der Assimilation einerseits und den Stoffwechselprozessen andererseits besteht, nicht übersehen werden.[1])

1. Stoffwechselprozesse machen sich nicht allein in den chlorophyllführenden, sondern überhaupt in allen lebenden Pflanzenzellen geltend.

---

[1]) Mit den nachfolgenden Sätzen sind daher diejenigen zu vergleichen, welche im ersten Paragraphen dieses Buches zur Charakteristik des Assimilationsvorganges aufgestellt wurden.

2. Stoffwechselprozesse finden in den Pflanzenzellen bei Abschluss sowie bei Zutritt des Lichtes statt.

3. Während der Assimilationsprozess stets zu einer Sauerstoffabscheidung führt, sind nur vereinzelte Stoffwechselprozesse im Stande, die nämliche Erscheinung herbeizuführen. Es scheint mir festzustehen, wie ich im dritten Kapitel dieses Abschnitts zeigen werde, dass in den Pflanzenzellen unter Umständen Pflanzensäuren zu Kohlehydraten reducirt werden können, und dass derartige Prozesse, die allein unter Mitwirkung des Lichtes in chlorophyllhaltigen Zellen zu Stande kommen, mit Sauerstoffabscheidung verbunden sind. Da das Wesen der Assimilation nun in einer Bildung organischer Verbindungen aus anorganischem Material besteht, die erwähnten Säuren aber zu den organischen Körpern gehören, so sind die hier in Rede stehenden Reductionsprozesse als Stoffwechselvorgänge anzusehen. Neben organischen Körpern werden in Folge vieler Stoffwechselprozesse Wasser und Kohlensäure erzeugt. Zuweilen treten auch noch andere Gase als Stoffwechselprodukte auf, während bestimmte Stoffwechselprozesse überhaupt nicht zur Bildung gasförmiger Körper führen.

4. Wenn grüne Pflanzen dem Einflusse des Lichtes entzogen werden und in Folge dessen nicht assimiliren können, so erleidet ihr Trockengewicht eine fortdauernde Verminderung. Die Stoffwechselprozesse führen unter Kohlensäure- sowie Wasserbildung zu einer Zerstörung vorhandener organischer Verbindungen, aber trotzdem diese Vorgänge sich unter allen Umständen in den Pflanzenzellen geltend machen, tritt der Erfolg, den sie herbeiführen, dennoch allein bei Abwesenheit des Lichts deutlich hervor, da die Verluste bei Lichtzutritt durch das Stattfinden der Assimilation mehr als gedeckt werden können. Uebrigens sei bemerkt, dass, wenngleich der Stoffwechsel im Ganzen und Grossen zu einer Verminderung des Trockengewichtes der Pflanzen führt, dennoch einige Stoffwechselprozesse existiren, welche eine Steigerung des Trockensubstanzgehaltes bestimmter Pflanzenzellen bedingen.

5. Im Allgemeinen muss der Stoffwechsel in den Pflanzen zu einer Auslösung der in der organischen Substanz aufgespeicherten potentiellen Energie und Freiwerdung actueller Energie (Wärme, Licht, mechanische Arbeit) führen. Sehr deutlich tritt dieser Vorgang der Auslösung von Kräften bei der durch den freien atmosphärischen Sauerstoff vermittelten und mit Kohlensäure- sowie Wasserbildung verbundenen langsamen Verbrennung (Verathmung) organischer Stoffe in den lebenden Pflanzenzellen hervor. Ebenso wird bei der Bildung der Proteïnstoffe aus Kohlehydraten und stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen eine gewisse Kraftsumme ausgelöst, und dieser Umstand, insbesondere aber der weitere, dass die Entstehung der Eiweisskörper nur unter Beihülfe organischer Substanzen erfolgen kann, lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Vorgänge bei der Proteïnstoffbildung als Stoffwechselprozesse gedeutet werden müssen.

In Folge einiger Stoffwechselvorgänge geht übrigens actuelle Energie in potentielle Energie über.

§ 51. Das Wesen des Lebensprozesses. — Für die Naturwissenschaft ist die Erkenntniss von der weittragendsten Bedeutung geworden, dass sich die eigentlichen Lebensprozesse der Organismen in dem Protoplasma der Zellen abwickeln. Solche Zellen, die kein Plasma mehr führen, können daher keineswegs noch als lebende Gebilde angesehen werden. Man hat sich vielfach bemüht, die letzte Ursache der wunderbaren Lebenserscheinungen der Pflanzen und Thiere festzustellen, und wenngleich sich derartigen Bestrebungen sehr bedeutende Schwierigkeiten in den Weg stellen, so liegt doch von vornherein auf der Hand, dass dem Protoplasma als dem Träger der Lebenserscheinungen eine ganz eigenthümliche Natur zukommen muss, denn das Zustandekommen der besonderen Lebensphänomene setzt auch die Wirksamkeit ganz besonderer Ursachen voraus.[1])

Es gehört, wie sich von selbst versteht, zu den wichtigsten Aufgaben der Physiologie, diese Ursachen der Lebenserscheinungen festzustellen, und ich werde mich bemühen müssen, das in Frage stehende Problem in diesem Paragraphen zu behandeln. Aber um dafür den geeigneten Ausgangspunkt zu gewinnen, müssen zunächst noch einige anderweitige Verhältnisse Berücksichtigung erfahren.

Man ging in der Pflanzenphysiologie bisher fast allgemein von der Anschauung aus, dass die stickstofffreien organischen Körper in den Zellen bei dem Zustandekommen des Stoffwechsels, ohne vorher mit stickstoffhaltigen Stoffen in chemische Wechselwirkung gerathen zu sein, gewisse tiefgreifende Zersetzungen erleiden. Nach dieser Auffassung tritt z. B. die Stärke, die bei der Keimung amylumreicher Samen verarbeitet wird, als solche, oder nachdem sie in andere stickstofffreie Stoffe übergegangen ist, in chemische Wechselwirkung mit dem Sauerstoff der Luft. Kohlensäure, Wasser sowie eine für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Substanz werden gebildet, und in dem Maasse, wie die Evolution des Embryo der Samen fortschreitet, verschwindet das Amylum. Ebenso glaubte man, dass die durch den Assimilationsprozess erzeugte und für den direkten Verbrauch in grünen oder kein Chlorophyll führenden Pflanzenzellen bestimmte Stärke, unmittelbar verarbeitet werde.

Dagegen ist in neuester Zeit eine andere Anschauung mehr in den Vordergrund getreten, und ich habe mich selbst bemüht, derselben eine tiefere Begründung zu verleihen, weil es mir allerdings von der höchsten Wichtigkeit erscheint, dieser neuen Auffassung die grösste Aufmerksamkeit zuzuwenden.[2])

---

[1]) Man hüte sich nur vor der Anschauung, als ob hier besondere Lebenskräfte, die von ganz anderer Natur wie unsere bekannten physikalischen und chemischen Kräfte sind, in Betracht kämen.

[2]) Vergl. Detmer, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen, 1880, pag. 155. Vergl. ferner eine von mir verfasste, in Pringsheim's Jahrbüchern

Es wird im nächsten Kapitel dieses Abschnittes gezeigt werden, dass in den Pflanzenzellen ganz allgemein — allerdings leicht nachweisbar nur unter besonderen Umständen — Säureamide sowie Amidosäuren (z. B. Asparagin und Leucin) entstehen. Diese stickstoffhaltigen Verbindungen gehen aus den Eiweissstoffen des Protoplasma hervor, und wir dürfen annehmen, dass diese letzteren neben jenen Stickstoffverbindungen stets gewisse stickstofffreie organische Körper als Zersetzungsprodukte liefern. Dafür sprechen einerseits gewisse Ergebnisse, zu denen man bei dem Studium des Verhaltens der Eiweissstoffe verschiedenen Reagentien gegenüber gelangt ist; andererseits aber findet die erwähnte Auffassung ihre vorzüglichste Stütze durch gewisse Beobachtungsresultate, die an lebenden Pflanzenzellen selbst gewonnen werden können. Ich werde nämlich im nächsten Kapitel zeigen, dass die in den Pflanzenzellen entstandenen Säureamide und Amidosäuren nach den übereinstimmenden Resultaten verschiedener neuerer Untersuchungen unter Beihülfe stickstofffreier organischer Körper zur Neubildung von Eiweissstoffen Verwendung finden können, und wenn dies, wie in keiner Weise bezweifelt werden kann, der Fall ist, so erscheint es ebenso im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Proteïnstoffe in den Pflanzenzellen stickstofffreie organische Verbindungen neben Amidosäuren und Säureamiden als Zersetzungsprodukte liefern. Hält man an dieser Anschauung fest, so hat man sich vorzustellen, dass die Proteïnstoffe des lebenden Plasma unter allen Umständen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper zerfallen. Die ersteren können sich entweder in den Pflanzenzellen als solche anhäufen oder sich unter günstigen Umständen mit stickstofffreien Verbindungen (z. B. mit Zuckermolekülen, die aus Amylum, welches soeben als Assimilationsprodukt entstanden oder vielleicht bereits in Reservestoffbehältern abgelagert war, hervorgegangen sind) zur Neubildung von Proteïnstoffen vereinigen. Die stickstofffreien Zersetzungsprodukte der Proteïnstoffe unterliegen dagegen bei Luftzutritt einem Oxydationsprozesse; sie liefern das Material zur Bildung von Kohlensäure und Wasser (Athmungsprodukte), sowie eines für die Zwecke des Wachsthums verwerthbaren Körpers. Somit können die gewöhnlichen Erscheinungen der Pflanzenathmung (Kohlensäure- und Wasserbildung) nicht dadurch zu Stande kommen, dass der atmosphärische Sauerstoff zersetzend auf die in den Pflanzenzellen vorhandenen Assimilationsprodukte oder auf solche Körper, die aus denselben hervorgegangen sind, einwirkt. Vielmehr muss jenen Athmungsprozessen die Bildung des für die Athmung geeigneten Materials in Folge der Zersetzung von Proteïnstoffen vorangehen. Die dabei entstehenden stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte können aufs Neue zur Proteïnstofferzeugung Verwendung finden, und da die entstandenen Eiweissmoleküle wiederum zerfallen, so macht sich unter bestimmten Be-

---

für wissenschaftl. Botanik B. 12 erschienene Abhandlung sowie meinen Aufsatz im 5. B. von Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik.

dingungen ein fortdauerndes Spiel der Zersetzung und Neubildung von Proteïnstoffen in den lebenden Zellen geltend.

Auf verschiedene der hier flüchtig erwähnten Verhältnisse komme ich weiter unten eingehender zurück. An dieser Stelle verdient allein der Umstand unser besonderes Interesse, dass die Proteïnstoffe des Plasma der Pflanzenzellen unter Bildung stickstoffhaltiger sowie stickstofffreier Produkte ganz allgemein einem Zersetzungsvorgange unterliegen. Fragt man nach den Ursachen dieser Zersetzung, so ist meiner Meinung nach zu antworten, dass dieselbe in der eigenthümlichen Constitution der Proteïnstoffe des Plasma selbst gesucht werden muss. Wie sich die Cyanwasserstoffsäure allmählich von selbst zersetzt, wie Chlorstickstoff und Jodstickstoff unter Umständen ohne äussere nachweisbare Veranlassung in ihre Elemente zerfallen, so zerfallen die Eiweissstoffe des lebensthätigen Plasma ebenfalls in verschiedene Körper. Wir haben es hier wie dort mit einer Selbstzersetzung der Moleküle zu thun, und auf diese Selbstzersetzung ist, wie ich mit Pflüger[1]) annehme, das Wesen des Lebensprozesses zurückzuführen.

Nach der von mir in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen sowie in einer in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erschienenen Abhandlung bereits ausführlicher entwickelten Dissociationshypothese unterscheide ich mit Pflüger zwischen lebendigen und todten Eiweissmolekülen. Die Atome der letzteren befinden sich in dem Zustande eines stabilen Gleichgewichts; sie können zwar durch äussere Einflüsse zur Umlagerung und zur Bildung neuer Verbindungen veranlasst werden, aber sie lagern sich nicht ohne äusseren Anstoss um. Den todten Eiweissmolekülen fehlt die Fähigkeit der Selbstzersetzung. Die lebendigen Eiweissmoleküle zerfallen unter allen Umständen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomgruppen. Ihre Atome unterhalten continuirlich eine lebhafte intramolekulare Bewegung, und dieselbe ist die Ursache der erfolgenden Selbstzersetzung oder Dissociation, die eben als besondere Ursache der besonderen Lebenserscheinungen anzusehen ist.

Zur näheren Charakteristik meiner Dissociationshypothese ist noch auf das Folgende hinzuweisen:

1. Ich nehme an, dass die lebendigen Eiweiss- oder Proteïnstoffmoleküle mit den Tagmen des Plasma identisch sind, d. h. jedes Tagma des Plasma stellt ein lebendiges Eiweissmolekül, oder, wie ich sage, ein physiologisches Element dar.

2. Verschiedene äussere Umstände können die Energie, mit der die intramolekulare Bewegung der Atome der physiologischen Elemente, resp. die Selbstzersetzung derselben erfolgt, beschleunigen oder verlangsamen.

---

[1]) Vergl. Pflüger, Archiv f. d. gesammte Physiologie. 1875. Bd. 10, pag. 300. Ich schliesse mich in verschiedenen Punkten den Ausführungen Pflügers an und kann dem Leser die bedeutungsvolle Abhandlung des genannten Forschers nicht dringend genug zum eingehenden Studium empfehlen.

Höhere Temperatur muss z. B. beschleunigend auf den Verlauf der in Rede stehenden Prozesse einwirken, aber wenn die Temperatur eine gewisse Grenze überschreitet, so wird die Bewegung der Atome der physiologischen Elemente eine so lebhafte, dass diese letzteren eine völlige Vernichtung erfahren.

3. Die Zerstörung der lebendigen Eiweissmoleküle, die durch sehr verschiedene Ursachen bedingt werden kann (zu hohe oder zu niedrige Temperatur, Gifte etc.) führt, indem die Atome aus dem labilen in den stabilen Gleichgewichtszustand übergehen, zur Bildung todter Eiweissmoleküle.[1])

4. Die Tagmen der plasmatischen Gebilde, welche in den Zellen ruhender Pflanzentheile (z. B. der Samen) vorhanden sind, dürfen nicht als lebensthätig aufgefasst werden. Die plasmatischen Gebilde ruhender Pflanzentheile sind aber ebenso wenig sämmtlich todt; sie sind vielmehr lebensfähig, denn die intramolekulare Bewegung ihrer Atome und die Selbstzersetzung, welche nur eine vorübergehende Sistirung erfahren haben, können unter günstigen Bedingungen (Wasserzufuhr) leicht in die Erscheinung treten.

5. Die sämmtlichen lebensthätigen und lebensfähigen protoplasmatischen Gebilde der Zellen können auch als Organeiweiss zusammengefasst werden. Im Gegensatz dazu steht das Circulationseiweiss. Dasselbe besteht aus todten Eiweissmolekülen, die aber zur Bildung plasmatischer Gebilde Verwendung finden können. Reich an Circulationseiweiss ist zumal der Schleim in den Siebröhren sowie der Zellsaft vieler Pflanzen.

6. Die Entstehung der lebendigen Eiweissmoleküle ist nothwendig mit einem Verbrauch von actueller Energie verbunden, denn die intramolekulare Bewegung der Atome der physiologischen Elemente ist ohne einen solchen vorausgegangenen Kraftverbrauch undenkbar. Umgekehrt muss bei der Dissociation der physiologischen Elemente actuelle Energie frei werden. Wenn Pflanzenzellen getödtet werden, und die lebendigen also in todte Eiweissmoleküle übergehen, so muss ebenfalls lebendige Kraft ausgelöst werden, denn die Atome der physiologischen Elemente werden ja in Folge der Vernichtung der Lebensfähigkeit des Plasma in einen stabilen Gleichgewichtszustand übergeführt. Vielleicht liesse sich sogar auf experimentellem Wege direkt nachweisen, dass Wärme frei wird, wenn Pflanzentheile aus dem lebenden in den todten Zustand übergeführt werden.[2]) Bezüglich

[1]) Bezüglich der Wirkung der Gifte auf die physiologischen Elemente sei hier noch bemerkt, dass manche derselben die Lebensthätigkeit der Zellen unzweifelhaft vernichten, indem sie sich chemisch mit den physiologischen Elementen verbinden. Andere Gifte scheinen die physiologischen Elemente des Plasma aber dadurch in todte Eiweissmoleküle überzuführen, dass sie die Bewegung der Atome der ersteren in bestimmter Weise beeinflussen. Solche Gifte können entweder lähmend oder reizend wirken.

[2]) Ich will hier noch erwähnen, dass meiner Meinung nach die mechanische Kraft, welche für das Zustandekommen der Protoplasmabewegungen (Rotation, Schwärmsporenbewegung etc.) erforderlich ist, den Dissociations- und Athmungsprozessen in den lebens-

Versuche, die ich anstellte, haben freilich, wahrscheinlich der Unvollkommenheit der Methode wegen, kein positives Resultat ergeben.

7. Ich nehme an, namentlich um die Verschiedenartigkeit der Stoffwechselprozesse, wie eine solche ja thatsächlich im Organismus verschiedener Gewächse hervortritt, zu erklären, dass sich die physiologischen Elemente der einzelnen Pflanzenspecies nicht vollkommen gleichen. Die physiologischen Elemente oder lebendigen Eiweissmoleküle nahe verwandter Gewächse sind einander sehr ähnlich; Pflanzen von durchaus verschiedenartigem Charakter bergen auch in ihren Zellen physiologische Elemente, denen ein recht differentes Verhalten eigenthümlich ist. Ich nehme demnach keinen Anstand, die lebendigen Eiweissmoleküle verschiedener Pflanzenspecies als verschiedene chemische Individuen aufzufassen, die sich allerdings in mancher Hinsicht sehr ähnlich verhalten.

8. Die ersten Protoplasmamassen, welche sich überhaupt bildeten, und welche natürlich schon aus einer grossen Anzahl physiologischer Elemente bestanden, sind durch Urzeugung (also ohne Mitwirkung bereits vorhandener lebensthätiger Protoplasmamassen) aus organischer Materie, die ihrerseits aus anorganischer Substanz hervorgegangen sein muss, entstanden. Es ist gar nicht ausgeschlossen, dass die Urzeugung auch noch heute, allerdings unter Bedingungen, welche wir nicht kennen, thätig ist. Jede Protoplasmamasse scheint, wenn sie eine kürzere oder längere Zeit im lebensthätigen Zustande verweilt hat, auch ohne den Einfluss tödtlich wirkender äusserer Einflüsse, abzusterben. Dieser sogen. natürliche Tod des Protoplasma wird durch rein innere Ursachen herbeigeführt, über deren Wesen wir allerdings nur Vermuthungen hegen können.

§ 52. Allgemeine Charakteristik der Stoffwechselprozesse. — Nachdem festgestellt worden ist, welche Merkmale den Stoffwechselprozessen im Allgemeinen und namentlich im Gegensatz zu der Assimilation eigenthümlich sind, und nachdem wir versucht haben, uns eine Vorstellung über das Wesen des Lebensprozesses zu bilden, erscheint es, bevor wir zur speciellen Besprechung des pflanzlichen Stoffwechsels übergehen, noch geboten, die verschiedenen Kategorien der Stoffwechselprozesse sowie die mit denselben Hand in Hand gehenden Athmungsvorgänge in Kürze zu charakterisiren.[1])

1. Als Athmungsprozesse überhaupt sind diejenigen Vorgänge in den lebenden Pflanzenzellen aufzufassen, welche mit einer Aufnahme

---

thätigen Zellen ihren Ursprung verdankt. Wie das Wasser dem Fisch, oder die Luft dem Vogel, so bietet der Zellsaft oder das Wasser ausserhalb der Zellen dem Protoplasma die Stützpunkte dar, deren es zur Ausführung seiner Bewegungen bedarf. Man vergl. Nägeli und Schwendener. Das Mikroskop, 1877, pag. 393. Für das Zustandekommen der Protoplasmabewegungen ist es ferner wichtig, dass die physiologischen Elemente des Plasma keine erheblichen Anziehungskräfte auf einander ausüben und daher sehr leicht bewegt werden können.

[1]) Man vergl. über das Folgende meine vergl. Physiologie d. Keimungsprozesses d. Samen. 1880. pag. 8.

oder Abscheidung von Gasen verbunden sind. Dieser Satz bedarf aber einiger Einschränkung, indem die in Folge der Assimilation zur Geltung kommende Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe nicht als Athmungserscheinungen betrachtet werden dürfen. Ebenso kann die Wassergasabgabe der Pflanzen in Folge der Transpiration nicht als ein Athmungsprozess gedeutet werden. Von Athmungsprozessen kann nur die Rede sein, wenn in den Pflanzenzellen Stoffwechselprozesse zur Geltung kommen, und es erscheint mir zweckmässig, nicht allein die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, wie es häufig geschehen ist, sondern überhaupt jeden unmittelbar in Folge des Stoffwechsels zu Stande kommenden Gasaustausch als einen Athmungsprozess aufzufassen.

2. Als normale Athmung bezeichne ich diejenige Form der Pflanzenathmung, welche mit Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe eines gleichen Volumen Kohlensäure verbunden ist.

3. Die Vinculationsathmung, welche neben normaler Athmung namentlich dann zur Geltung kommt, wenn Fette im Pflanzenkörper einer Oxydation unterliegen, ist durch alleinige Sauerstoffaufnahme ohne Kohlensäureabgabe charakterisirt.

4. Die innere Athmung unterscheidet sich dadurch ganz wesentlich von den erwähnten Formen der Athmung, dass sie nicht mit einer Aufnahme freien atmosphärischen Sauerstoffs verbunden ist. Bei dem Zustandekommen der inneren Athmung wird sehr allgemein Kohlensäure producirt, aber der Sauerstoff dieser Kohlensäure stammt nicht aus der Atmosphäre, sondern er wird solchen Verbindungen, die bereits in den Pflanzenzellen vorhanden waren, entzogen. Einige Pilzformen erzeugen neben Kohlensäure auch Wasserstoff als Produkt innerer Athmung.

5. Die Insolationsathmung kommt zur Geltung, wenn organische Säuren unter dem Einflusse des Lichtes zur Bildung von Kohlehydraten Verwendung finden. Diese Form der Athmung ist mit Sauerstoffabgabe und einer Anhäufung von potentieller Energie in den producirten Verbindungen verbunden.

6. Die in den Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommenden Dissociationsprozesse sind dadurch ausgezeichnet, dass sie ohne Mitwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs zu einer Zersetzung organischer Substanzen führen. Nach meiner Anschauung zerfallen die physiologischen Elemente des Plasma unter allen Umständen in stickstoffhaltige Körper sowie in stickstofffreie Atomgruppen. Diese letzteren können unter besonderen Umständen (Mangel des freien Sauerstoffs) unter weiterer Dissociation das Material zur Bildung von Kohlensäure, Alkohol etc. liefern. Dissociationsprozesse finden ferner in den Zellen statt, wenn z. B. Amylum in Dextrin und Maltose zerfällt, oder wenn Glyceride in freie Fettsäuren und Glycerin gespalten werden. Diese letzteren Vorgänge erfolgen unter Vermittelung von Fermenten.

7. Im Gegensatz zu den Dissociationsprozessen stehen die Associations-

vorgänge. Dieselben bewirken die Entstehung neuer Verbindungen in Folge der Vereinigung organischer Körper. Ein in den lebenden Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommender Associationsprozess ist dadurch charakterisirt, dass sich Säureamide oder Amidosäuren mit stickstofffreien organischen Körpern zur Bildung von Proteïnstoffen vereinigen.

8. Das Wesen der Decompositionsprozesse ist darin zu suchen, dass gewisse organische Verbindungen in den Pflanzenzellen unter Bildung von Kohlensäure sowie Wasser tiefgreifende Zersetzungen erfahren. Diese Vorgänge sind aber mit der Aufnahme freien atmosphärischen Sauerstoffs verbunden, oder sie erfolgen unter Mitwirkung von Sauerstoffatomen, die in Verbindung mit anderweitigen Elementen neben der sich zersetzenden Substanz in den Zellen vorhanden waren. Die Decompositionsprozesse führen stets zu einer Freiwerdung von Kräften, und meistens entstehen in Folge derselben neben den Athmungsprodukten organische Verbindungen, die in den Zellen verbleiben und zur Bildung neuer Körper Verwendung finden können. Decompositionsprozesse, verbunden mit normaler Athmung, kommen in den Pflanzen zur Geltung, wenn die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente unter Mitwirkung des freien Sauerstoffs verbrennen, und neben Kohlensäure sowie Wasser, organische, für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Stoffe gebildet werden. Mit innerer Athmung verbundene Decompositionsprozesse vollziehen sich bei der Bildung von Proteïnstoffen aus organischen stickstofffreien Substanzen (wahrscheinlich den stickstofffreien Dissociationsprodukten der physiologischen Elemente) und Salpetersäure.

9. In Folge der Prozesse der Stoffmetamorphose erleiden die organischen Verbindungen keine tiefgreifenden Zersetzungen; sie werden vielmehr, häufig unter Wasseraufnahme und unter Mitwirkung von Fermenten, ihrer Gesammtmasse nach in andere organische Verbindungen übergeführt. Prozesse der Stoffmetamorphose kommen z. B. zur Geltung, wenn Proteïnstoffe in Peptone umgewandelt werden, oder wenn Maltose in Dextrose übergeht.

10. Als plastische Stoffe sind diejenigen Körper zu bezeichnen, welche zur Bildung der organisirten Zellenbestandtheile (Cellulosemembranen, Stärkekörner, plasmatische Gebilde) Verwendung finden können. Dextrin, Zuckerarten, Inulin, Fette, Asparagin etc. sind demnach als plastische Stoffe zu betrachten.

11. Als Degradationsprodukte sind solche Substanzen aufzufassen, welche in Folge stofflicher Veränderungen organisirter Zellenbestandtheile entstehen und keine weitere Verwendung zur Bildung neuer organisirter Gebilde erfahren. Als Degradationsprodukte sind z. B. anzusehen: Bassorin, Arabin, Lignin, Cutin etc.

12. Nebenprodukte des Stoffwechsels sind solche Körper, die in der Pflanze in Folge von Dissociations- oder Decompositionsprozessen entstehen, aber keine weitere Verwendung zur Bildung organisirter

Zellenbestandtheile finden. Vor allen Dingen sind Kohlensäure, Wasser und Alkohol als Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels aufzufassen. Ferner betrachte ich die Alkaloïde, Glycoside, Pflanzensäuren etc. als Nebenprodukte, und man hat sich vorzustellen, dass diese stickstofffreien oder stickstoffhaltigen Verbindungen neben plastischen Körpern in Folge der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma oder der Decomposition der stickstofffreien Dissociationsprodukte der Eiweissmoleküle gebildet werden.

Zweites Kapitel.

Das Verhalten der stickstoffhaltigen Verbindungen der Pflanzen.

§ 53. Die pflanzlichen Proteïnsubstanzen. — a) Eigenschaften der Proteïnstoffe. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Proteïnstoffe als wichtigste Bestandtheile der plasmatischen Gebilde der Pflanzenzellen, mögen dieselben im lebensthätigen oder nur im lebensfähigen Zustande vorhanden sein, angesehen werden müssen. Für den Physiologen besitzt selbstverständlich vor allen Dingen die Frage nach der chemischen Natur der lebendigen Eiweissmoleküle ein besonders lebhaftes Interesse, und nach der oben von mir geltend gemachten Anschauung, dass den Proteïnstoffmolekülen in den Zellen verschiedener Pflanzenspecies nicht durchaus die nämlichen Eigenschaften zukommen, müsste es sich in erster Linie darum handeln, die Ursachen festzustellen, welche einem derartigen differenten Verhalten zu Grunde liegen. Aber man hat noch nicht einmal damit begonnen, der Lösung dieser schwierigen Aufgabe auf experimentellem Wege nahe zu treten, und vor der Hand kann es sich allein darum handeln, die Eigenschaften sowie das Verhalten der todten Eiweissmoleküle im Sinne der modernen Chemie ins Auge zu fassen.

Die Proteïnstoffe enthalten sämmtlich Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel, und zwar ist der prozentische Gehalt der einzelnen Eiweisskörper an den genannten Elementen ein ziemlich gleicher. Die Proteïnstoffe sind nicht flüchtig, ihre Reaction ist weder eine saure noch eine alkalische.

Concentrirte Salpetersäure färbt die Proteïnstoffe beim Erhitzen gelb. Jod färbt die Proteïnstoffe ebenfalls gelb, und dieses Verhalten, insbesondere aber das andere, dass die Eiweisskörper sich in Contact mit alkalischer Kupferoxydlösung violett färben, wird vielfach zur mikrochemischen Nachweisung der in Rede stehenden Verbindungen in den Pflanzenzellen benutzt.

Alle Proteïnstoffe sind fäulnissfähig, d. h. sie werden in Contact mit niederen Organismen (Schizomyceten), und zwar in Folge der Lebensthätigkeit dieser merkwürdigen Pilze, unter Bildung von flüchtigen Fettsäuren, Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Schwefelwasserstoff etc. zersetzt.

Bei der Behandlung mit Brom und Wasser liefern die Proteïnstoffe

neben Kohlensäure: Bromanil, Tribromamidobenzoesäure, Bromoform, Bromessigsäure, Asparaginsäure, Ammoniak etc. Nach Hlasiwetz und Habermann[1]) geben die Eiweissstoffe bei der Behandlung mit Salzsäure und Zinnchlorür Glutaminsäure, Asparaginsäure, Leucin, Tyrosin und Ammoniak als alleinige (?) Zersetzungsprodukte.

Die Proteïnstoffe der Pflanzen kann man in drei Hauptgruppen bringen; Albuminstoffe, Pflanzencaseïne und Kleberproteïnstoffe.[2])

Die wichtigste Eigenschaft der Albuminstoffe besteht darin, dass dieselben in Berührung mit Wasser eine klare Lösung liefern, die das Gelöste beim Erhitzen für sich oder nach Zusatz weniger Tropfen Salpetersäure in Form eines flockigen Niederschlages fallen lässt. Die abgeschiedene Substanz ist in höchst verdünnter Kalilauge sowie in Säuren unlöslich. Das Albumin kommt namentlich in den in Lebensthätigkeit begriffenen Zellen vor; aber es enthalten ebenso z. B. viele Samen Albumin, indessen in nur geringen Mengen. Erhitzt man Pflanzensäfte oder wässerige Samenextracte, so scheidet sich das Albumin als ein Coagulum ab.

Zu den Pflanzencaseïnen rechnet man das Legumin, das Conglutin und das Gluten-Caseïn. Diese Substanzen lösen sich in reinem Zustande gar nicht oder nur in sehr geringen Mengen in Wasser auf. Dagegen werden sie von verdünnter Kalilauge sowie von Lösungen phosphorsaurer Salze in reichlichen Quantitäten aufgenommen. Die Pflanzencaseïne werden aus ihren Lösungen auf Zusatz geringer Säuremengen in Form flockiger Massen abgeschieden. Leguminreich sind insbesondere die Samen der Erbsen, Bohnen, Wicken, Linsen. Die Haferfrüchte enthalten wenig Legumin. Das Conglutin ist als ein Hauptbestandtheil der Lupinen- sowie Mandelsamen anzusehen, während das Gluten-Caseïn zumal in den Früchten der Gräser aufgespeichert ist.

Nach Weyl[3]) sollen die Pflanzencaseïne Ritthausens Gemenge zweier verschiedener Eiweissstoffe darstellen. Auf Grund seiner Untersuchungen über das Verhalten der in Rede stehenden Proteïnkörper verdünnter und concentrirter Kochsalzlösung gegenüber kommt Weyl nämlich zu dem Ergebniss, dass die Pflanzencaseine oder Globuline, wie der genannte Forscher diese Substanzen nennt, Gemische von Pflanzenvitellin und Pflanzenmyosin repräsentiren.

Zu der dritten grossen Gruppe der pflanzlichen Eiweisskörper, den Kleberproteïnstoffen, rechnet man das Gluten-Fibrin, das Gliadin oder den Pflanzenleim und das Mucedin. Diese Substanzen bilden im frischen, wasserhaltigen Zustande mehr oder minder zähe, schleimige Massen; sie sind theilweise etwas löslich in Wasser, werden aber leicht von Alkohol und angesäuertem Wasser aufgenommen. Die Kleberproteïnstoffe sind, so

[1]) Vergl. Hlasiwetz und Habermann, Journal f. prakt. Chem. Neue Folge. Bd. 7, pag. 397.

[2]) Vergl. über das Folgende namentlich bei Ritthausen. Die Eiweissstoffe der Getreidearten etc. Bonn. 1872.

[3]) Vergl. Weyl, Zeitschr. f. physiologische Chemie. B. I., pag. 72.

weit wir heute unterrichtet, sämmtlich als wesentliche Bestandtheile der plasmatischen Gebilde der Gramineenfrüchte anzusehen.

b) Allgemeines Verhalten der Proteïnstoffe. Die verschiedenen hier erwähnten Proteïnstoffe scheinen in den lebenden Zellen leicht in einander übergehen zu können, ein Verhältniss, welches sich namentlich bei dem Prozesse des Reifens der Samen sowie bei der Keimung derselben in auffälligster Weise constatiren lässt. Es ist bereits hervorgehoben worden, dass die lebensthätigen Zellen der Pflanzen insbesondere reich an Albuminstoffen sind, während der Albumingehalt solcher Zellen, die in den Ruhezustand übergegangen sind, häufig ein nur geringer ist. Wenn die Samen reifen, so liefern die in der Pflanze ursprünglich vorhandenen albuminreichen und lebensthätigen plasmatischen Gebilde das Material zur Entstehung der protoplasmatischen Grundmasse der Zellen des Embryo und der Reservestoffbehälter, in welcher die Proteïnkörner mit ihren Einschlüssen ruhen. Ebenso unterliegt es keinem Zweifel, dass sich die Proteïnstoffe der Krystalloide sowie der Hüllmasse der Proteïnkörner der Samen auf Kosten solcher Eiweisskörper bilden, die zunächst den lebensthätigen Zellen angehörten, und da nun die Proteïnsubstanzen der reifen Samen in vielen Fällen von ganz anderer Natur wie diejenigen der noch in Lebensthätigkeit begriffenen Plasmamassen sind, so muss geschlossen werden, dass ein Eiweisskörper das Material zur Bildung eines anderen zu liefern im Stande ist. Zu dem nämlichen Resultate gelangt man, wenn man das Verhalten der plasmatischen Gebilde der Samen bei der Keimung näher ins Auge fasst. Es unterliegt z. B. nach den Untersuchungsresultaten von E. Schulze und Umlauft[1]) keinem Zweifel mehr, dass bei der Keimung der Lupinen das in den Cotyledonen des Embryo in reichlicher Menge vorhandene Conglutin das Material zur Bildung von Albumin liefert. Bei mikroskopischer Beobachtung der keimenden Samen überhaupt, zeigt sich, dass die Proteïnkörner in Folge des Quellungsprozesses erhebliche Veränderungen erleiden und sich mit der Grundmasse mischen. Bei *Lupinus luteus* nehmen die Proteïnkörner sehr bald nach Beginn der Quellung eine zähflüssige Beschaffenheit an. Dabei schmelzen sie gleichsam von aussen ab, oder ihre Auflösung macht sich zunächst im Innern bemerkbar.[2]) Zu gleicher Zeit mit diesen Vorgängen nimmt auch der in den Zellen der ruhenden Samen im ausgetrockneten Zustande vorhandene Protoplasmaleib seine normale Beschaffenheit wieder an. Ebenso werden die Globoide der Proteïnkörner aufgelöst, und wenn in einer Samenspecies Krystalloide vorhanden sind, so mischt sich die Substanz derselben ebenfalls mit derjenigen der protoplasmatischen Grundmasse.

Es ist selbstverständlich, dass die Substanz der protoplasmatischen Gebilde der keimenden Samen nicht in denjenigen Zellen, in denen sie

[1]) Vergl. E. Schulze und Umlauft, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5, pag. 821.

[2]) Vergl. Pfeffer. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 8. pag. 525.

sich ursprünglich befindet, verweilt. Vielmehr findet dieselbe zur Bildung neuer Zellen des sich entwickelnden Embryo Verwendung. Diejenigen Beobachter, welche sich mit den hier in Rede stehenden Verhältnissen beschäftigt haben, stimmen sämmtlich darin überein, dass die plasmatischen Massen bei der Keimung der Samen mehr und mehr aus den Zellen der Reservestoffbehälter verschwinden, um den in lebhafter Zelltheilung begriffenen Regionen der sich entwickelnden Pflanzen in dem Masse zugeführt zu werden, wie die Evolution des Embryo fortschreitet.[1]) Die stickstoffreichen Substanzen, welche ursprünglich in den Zellen der Reservestoffbehälter vorhanden waren, liefern also das Material zur Bildung des Protoplasmaleibes der neu entstehenden Zellen. Ebenso werden sie zur Bildung der Zellkerne sowie der plasmatischen Grundmasse der Chlorophyllkörner der jungen Zellen verbraucht,[2]) und wenn die Keimpflanzen keine Gelegenheit haben, neue lebendige Eiweissmoleküle auf Kosten von stickstofffreien organischen Substanzen und Salpetersäure oder Ammoniak zu erzeugen, so müssen die sämmtlichen plasmatischen Gebilde der Zellen des Embryo auf Kosten der einmal vorhandenen Eiweisskörper entstehen. Unter solchen Umständen kann die Entwickelung der Pflanzen selbstverständlich nur eine beschränkte sein. Wenn die Keimpflanzen oder die Gewächse überhaupt dagegen normalen Lebensbedingungen ausgesetzt werden, d. h. wenn ihnen Gelegenheit zur Aufnahme oder zur Erzeugung stickstofffreier sowie stickstoffhaltiger organischer Stoffe geboten wird, so erfolgt in der Regel die Bildung unzählig vieler Zellen, und die plasmatischen Gebilde derselben gehen, nachdem die etwa vorhandenen Reservestoffe verbraucht sind, unmittelbar aus den neu producirten lebendigen Eiweissmolekülen hervor.

§ 54. Das Pflanzenpepsin und die Peptone. — Vor einigen Jahren ist von Gorup-Besanez[3]) die interessante Entdeckung gemacht worden, dass manche Samen (Wicken-, Leinsamen etc.) sowie Keimpflanzen (Gerstenkeimpflanzen) ein stickstoff- und schwefelhaltiges Ferment führen, welches mit dem Pepsin des thierischen Organismus die grösste Aehnlichkeit besitzt und als Pflanzenpepsin bezeichnet werden kann. Uebrigens hat man das Vorhandensein des in Rede stehenden Fermentes ebenfalls in den Secreten der Drüsen der fleischverdauenden Pflanzen (z. B. der *Nepenthes*- sowie *Drosera*-Arten etc.) und namentlich in verschiedenen Milchsäften (z. B. demjenigen von *Carica*-Arten) nachgewiesen. Das Pflanzenpepsin ist, wie das Pepsin des thierischen Organismus, im Stande, bei Gegenwart von Säuren peptonisirend auf Proteïnstoffe einzuwirken. Die Reserveproteïnstoffe der Samen oder die mit den Secreten fleischverdauender Gewächse

---

[1]) Vergl. namentlich die bekannten Abhandlungen von Sachs über die Keimung der Samen. Botan. Zeitung 1859—63.

[2]) Die neuesten von Schmitz und A. Meyer veröffentlichten Untersuchungen über Bildung der Chlorophyllkörner, kann ich hier nicht mehr berücksichtigen.

[3]) Vergl. Gorup-Besanez, Berichte der deutschen chemisch. Gesellschaft 1875 pag. 1510 und neues Repertorium f. Pharmacie, 1875. Bd. 24. pag. 44.

in Berührung gelangenden Eiweisssubstanzen erfahren in Folge dessen eine Umwandlung in leicht lösliche und, was insbesondere von Wichtigkeit ist, relativ erhebliche Diffusionsfähigkeit besitzende Substanzen (Peptone), welche in den Geweben der sich entwickelnden Gewächse translocirt und verarbeitet werden können. Die Peptone entstehen aus Eiweissstoffen unter Vermittelung des Pepsins höchst wahrscheinlich in Folge eines Prozesses der Stoffmetamorphose durch Wasseraufnahme und können unzweifelhaft zur Neubildung von Proteïnsubstanzen Verwendung finden.[1])

§ 55. Anderweitige stickstoffhaltige Verbindungen. Neben den genannten Körpern begegnet man in den Pflanzen noch einer grossen Reihe stickstoffhaltiger Substanzen. Sieht man von den in dem nächsten Paragraphen eingehender zu besprechenden Säureamiden sowie Amidosäuren ab, so ist zu bemerken, dass wir über die physiologischen Functionen dieser Verbindungen höchst mangelhaft orientirt sind. Die sehr häufig in bestimmten Pflanzenspecies vorkommenden stickstoffhaltigen Glycoside, wie Amygdalin und Myronsäure etc., unterliegen wahrscheinlich in den Zellen unter Vermittelung von Fermenten, Spaltungsprozessen, und als Produkt derselben ist unter Anderem Traubenzucker anzusehen. Dieser Zucker kann wie derjenige, welcher ganz allgemein auf anderem Wege in den Gewächsen gebildet wird, als plastisches Material Verwendung finden. Verschiedene giftige oder übelschmeckende, resp. -riechende Stickstoffverbindungen der Pflanzen mögen denselben auch wohl als Schutzmittel thierischen Feinden gegenüber dienen.

Ich bin der Ansicht, dass die erwähnten Stickstoffverbindungen sowie viele anderweitige Körper (z. B. Nicotin, Coffein, Strychnin, Brucin, Veratrin etc. etc.) neben den sehr wichtigen Säureamiden und Amidosäuren sowie stickstofffreien Stoffen als Nebenprodukte des Stoffwechsels in Folge der in den Zellen der Pflanzen unter allen Umständen zur Geltung kommenden Dissociation der lebendigen Eiweissmoleküle entstehen. Die Frage, weshalb in bestimmten Pflanzenspecies gerade bestimmte stickstoffhaltige Körper gebildet werden, kann man wohl nur beantworten, wenn man an der von mir geltend gemachten Anschauung festhält, dass die physiologischen Elemente verschiedener Gewächse einander nicht völlig gleichen und deshalb auch nicht genau dieselben Zersetzungsprodukte liefern.

Endlich ist hier noch daran zu erinnern, dass in neuerer Zeit als Hauptbestandtheil der Zellkerne eine Substanz aufgefunden ist, die den Eiweissstoffen zwar nahe steht, sich aber durch ihren Phosphorgehalt sowie durch ihr eigenthümliches Verhalten verschiedenen Reagentien gegenüber wesentlich von denselben unterscheidet. Die in Rede stehende Substanz, welche als Nuclein bezeichnet wird, scheint eine bedeutungsvolle Rolle in den lebensthätigen Zellen zu spielen und lässt zumal bei dem Zustandekommen von Kerntheilungen ein merkwürdiges Verhalten erkennen.[2])

[1]) Vergl. Maly, Pflüger's Archiv. Bd. 9. pag. 585.
[2]) Vergl. Zacharias, Botan. Zeitung, 1881, pag. 169.

§ 56. Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren in den Pflanzenzellen. — a) Allgemeines. Es ist bereits angedeutet worden — und ich komme darauf noch in einem besonderen Kapitel specieller zurück — dass die plastischen Stoffe, wenn sie irgend eine Verwendung im pflanzlichen Organismus erfahren sollen, zunächst sehr häufig translocirt werden müssen. Die Proteïnstoffe sind nun, wie mit Bestimmtheit nachgewiesen werden kann, nicht im Stande, aus einer geschlossenen Pflanzenzelle in eine andere überzugehen, da ihnen die Fähigkeit nicht zukommt, die Cellulosemembran sowie die Hautschicht des Plasma passiren zu können. Die Wanderung stickstoffhaltiger Verbindungen in den aus geschlossenen Zellen bestehenden Pflanzengeweben muss also unter Vermittelung anderer Körper als der Eiweisssubstanzen geschehen, und es lässt sich nachweisen, dass die Säureamide sowie Amidosäuren in der hier in Rede stehenden Beziehung eine überaus wichtige Rolle zu spielen berufen sind.

Nach der bereits etwas specieller begründeten Dissociationshypothese entstehen die Säureamide sowie Amidosäuren neben stickstofffreien Atomgruppen in Folge der Zersetzung der physiologischen Elemente des Plasma, und ich will dem früher Erwähnten hier noch hinzufügen, dass dieser Dissociationsprozess nur in seltenen Fällen mit einer Bildung freien Stickstoffs oder stickstoffreicher anorganischer Verbindungen verbunden zu sein scheint. Wenn sich die physiologischen Elemente der Bakterien unter Hervorrufung der Fäulnisserscheinungen zersetzen, so ist damit allerdings die Bildung von freiem Stickstoff und Ammoniak verbunden, aber im Organismus der höheren Pflanzen machen sich derartige Phänomene, soweit wir darüber orientirt sind, niemals geltend. Man hat namentlich mit Sicherheit nachgewiesen, dass der Stickstoffgehalt der Samen bei normaler Keimung derselben keine Veränderungen erleidet, so dass also die Keimpflanzen selbst nach wochenlanger Vegetation, wenn ihnen keine Gelegenheit geboten wird, Stickstoffverbindungen von aussen aufzunehmen, die nämlichen Stickstoffmengen enthalten, die ursprünglich in den ruhenden Samen vorhanden waren.[1] Die Richtigkeit der Angaben von Borscow, wonach höhere Pilze bei ihrer Vegetation Ammoniak entwickeln sollen, wird von Wolf und Zimmermann[2] bestritten.

b) Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren in den Keimpflanzen. — 1. Das Asparagin. (Amidobernsteinsäureamid.) Während es bis jetzt nur gelungen ist, das Vorhandensein des Asparagins in keinem anderen Samen als dem Mandelsamen zu constatiren, hat man in vielen Keimpflanzen mehr oder minder grosse Quantitäten dieses Säureamides aufgefunden. Namentlich sind die Keimpflanzen der Papilionaceen (z. B. der Lupinen-, Bohnen-, Erbsen- und Kleekeimlinge) reich an Aspa-

[1]) Vergl. Detmer, Vergleichende Physiologie d. Keimungsprozesses etc. 1880. pag. 138.

[2]) Vergl. Wolf u. Zimmermann, Botan. Zeitung. 1871. No. 18 u. 19.

ragin. Aber ebenso ist die Gegenwart dieses Körpers in den Keimpflanzen von *Zea Mays, Tropaeolum majus, Solanum tuberosum, Silybum marianum* etc. leicht zu constatiren. Der Asparagingehalt der Keimpflanzen ist oft ein sehr bedeutender. So fanden Schulze und Umlauft[1]) z. B., dass die Trockensubstanz 12 Tage alter, im Finstern erwachsener Lupinenkeimpflanzen zu etwa 20 % aus wasserfreiem Asparagin bestand. Andere Keimlinge sind asparaginarm.[2])

Für die Physiologie musste es selbstverständlich von grosser Bedeutung sein, ein Mittel zu besitzen, mit Hülfe dessen man in den Stand gesetzt wurde, das Asparagin auf mikrochemischem Wege in den Pflanzenzellen nachzuweisen. Das Asparagin ist bekanntlich unlöslich in Alkohol, und es scheidet sich das Säureamid daher, wenn jene Flüssigkeit mit asparaginhaltigen Pflanzenzellen in Contact geräth, in Krystallen von charakteristischer Gestalt ab. Dies Verhalten der in Rede stehenden Substanz hat vor allen Dingen Pfeffer bei seinen eingehenden Studien über die Entstehung und die physiologische Function des Asparagins in Keimpflanzen in Anwendung gebracht.[3])

In den Keimpflanzen der Lupinen ist die Gegenwart des Asparagins von Pfeffer constatirt worden, wenn die Wurzel des Embryo 12, das hypocotyle Glied etwa 2 Millim. Länge erreicht hatten. Diese Organe sowie die unteren Theile der Stiele der Cotyledonen enthalten jetzt bereits ziemlich viel Asparagin, und mit fortschreitender Evolution des Embryo wächst auch der Gehalt der Keimblätter an dem Säureamid. Während der ersten Entwicklungsstadien des epicotylen Stammgliedes sowie der beiden ersten Laubblätter enthalten diese Organe, mögen sich die Untersuchungsobjecte im Finstern oder bei Lichtzutritt ausgebildet haben, stets Asparagin; später dagegen verschwindet dieser Körper aus den Zellen solcher Pflanzen, die dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt bleiben, vollkommen, während Lupinenkeimlinge, die bis zu ihrem Tode im Dunkeln verharren, selbst zur Zeit des Absterbens noch sehr asparaginreich sind. Ganz ähnlich wie bei *Lupinus* verhält sich das Asparagin bei der Keimung der Samen von *Trifolium, Pisum* etc., obgleich die in diesen Fällen nachweisbaren Mengen des Säureamides nicht so bedeutende sind wie im speciell erwähnten Falle. Die Keimpflanzen von *Tropaeolum majus* enthalten hingegen nur während der ersten Entwicklungsstadien Asparagin; später verschwindet diese Substanz völlig, mögen sich die Pflanzen im Finstern oder bei Lichtzutritt weiter ausbilden. Die quantitativ-chemischen Arbeiten, welche von Sachsse, E. Schulze und mir zur Feststellung des Verhaltens des Asparagins in

---

[1]) Vergl. E. Schulze u. Umlauft, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5. pag. 849.

[2]) Die Ursachen, welche den hier erwähnten Phänomenen zu Grunde liegen, sowie die Ursachen mancher anderer Erscheinungen, welche noch berührt werden sollen, können erst im folgenden Paragraphen specieller beleuchtet werden.

[3]) Vergl. Pfeffer, Pringsheims Jahrbücher. Bd. 8. pag. 530.

Keimpflanzen vorgenommen worden sind, haben im Allgemeinen zu ganz ähnlichen Resultaten wie die erwähnten mikroskopischen Untersuchungen geführt.

2. Glutamin (Amidopyroweinsäureamid). Das Glutamin wird in den Keimpflanzen häufig neben dem Asparagin sowie einigen noch zu erwähnenden Verbindungen in Folge der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma gebildet. Man hat z. B. ziemlich erhebliche Glutaminquantitäten neben wenig Asparagin in den Kürbiskeimlingen nachgewiesen. Ebenso enthalten Wicken- und wahrscheinlich auch Lupinenkeimlinge Glutamin.[1]

3. Leucin (Amidocapronsäure). Diese Amidosäure ist in den Wickenkeimpflanzen nachgewiesen worden.

4. Tyrosin (Aethylamidoparaoxybenzoesäure). Die Gegenwart des Tyrosins ist in Wicken- und Kürbiskeimpflanzen constatirt worden.

c) Die Entstehung von Säureamiden und Amidosäuren im Organismus entwickelter Pflanzen.— Während man noch vor wenigen Jahren ganz allgemein annahm, dass Säureamide und Amidosäuren, zumal Asparagin, allein bei der Keimung auftreten, ist neuerdings mit aller Bestimmtheit der Nachweis geliefert worden, dass jene Substanzen in allen Pflanzenzellen und auf jedem Stadium der Entwicklung der Gewächse aus den plasmatischen Gebilden hervorgehen müssen, obgleich es in Folge secundärer Momente nicht immer gelingt, das Vorhandensein der Stickstoffverbindungen direkt zu constatiren. Diese Verhältnisse sind von fundamentalem physiologischem Interesse, weil sie nothwendig zu der Annahme zwingen, dass die Stoffwechselprozesse in allen Pflanzenzellen bis zu einem gewissen Grade einen analogen Charakter tragen, und während ich mich im nächsten Paragraphen über die Anschauungen, zu denen man bezüglich des Verhaltens der Säureamide sowie Amidosäuren in den Pflanzenzellen gelangt ist, aussprechen werde, kommt es vorerst allein darauf an, gewisse Thatsachen, mit denen wir uns vertraut machen müssen, zu constatiren.

Es ist namentlich das Verdienst von Borodin,[2] auf das sehr allgemeine Vorkommen des Asparagins, um diesen Körper zunächst ins Auge zu fassen, hingewiesen zu haben. So fand Borodin reichliche Asparaginmengen in den sich entfaltenden Knospen abgeschnittener Zweige von *Tilia parvifolia, Syringa vulgaris, Spiraea sorbifolia, Sorbus aucuparia, Sambucus racaemosa* etc., die während des Winters im Zimmer verweilten. Wurden die im Freien treibenden Knospen verschiedener Pflanzen untersucht, so ergaben sich z. B. die folgenden Resultate:

Die sich entfaltenden Knospen verschiedener Pflanzen (*Syringa vulgaris, Sorbus aucuparia, Fraxinus excelsior, Alnus glutinosa* etc.) enthielten unter

[1] Die Untersuchungen über das Vorkommen des Glutamins, Leucins und Tyrosins in Keimpflanzen sind namentlich von Gorup-Besanez sowie E. Schulze u. A. ausgeführt worden. Man vergl. darüber meine Keimungsphysiologie. 1880. pag. 180.

[2] Vergl. Borodin, Botan. Zeitung. 1878. No. 51 u. 52.

normalen Bedingungen niemals nachweisbare Asparaginmengen. Ferner existiren Pflanzen (*Populus tremula, Quercus pedunculata, Prunus Padus* etc.), deren Knospenentfaltung im Freien von sehr schwacher Asparaginanhäufung begleitet ist. In einigen Pflanzen (*Spiraea sorbifolia, Ulmus effusa* etc.) tritt Asparagin normal, freilich nur temporär, in bedeutenden Quantitäten auf.

Borodin hat das Vorhandensein des Asparagins ebenso in den Zellen der unter normalen Bedingungen sich entfaltenden Blüthen- sowie in den Fruchtständen von *Prunus Padus* nachweisen können. Die Blüthenknospen von *Lupinus varius* enthalten ebenso normalerweise Asparagin. In den grünen Schoten von *Vicia Faba* tritt derselbe Körper neben Tyrosin normal auf. In allen Pflanzentheilen, in denen sich unter gewöhnlichen Lebensbedingungen kein Aspagarin anhäuft, tritt das Säureamid, wie Borodin mit Bestimmtheit nachgewiesen hat, in reichlichen Quantitäten auf, wenn dieselben einige Zeit in schlecht beleuchteten Räumen verweilt haben.

E. Schulze und Urich[1]) haben in den Zellen der Rüben neben Eiweissstoffen, Nitraten, Ammoniak (?) und Betaïn das Vorhandensein von Asparagin sowie Glutamin nachgewiesen. Die Kartoffelknollen enthalten nach E. Schulze und Barbieri[2]) Asparagin sowie Amidosäuren von unbekannter Natur. Kellner[3]) hat nachgewiesen, dass sehr verschiedene Pflanzen vor oder während der Blüthezeit Säureamide sowie Amidosäuren enthalten.

Endlich sei noch bemerkt, dass Schulze und Barbieri[4]) neuerdings nicht unerhebliche Mengen von Allantoin neben Asparagin aus den sich entwickelnden Sprossen von *Platanus orientalis* abgeschieden haben. Das Allantoin ist ohne Zweifel, wie z. B. das Asparagin, als ein Zersetzungsprodukt der Eiweisskörper des lebensthätigen Protoplasma aufzufassen.

§ 57. Die Proteïnstoffregeneration. Die Erfahrung hat gelehrt, dass die Abwesenheit des Lichts die Anhäufung von Säureamiden und Amidosäuren in den Pflanzenzellen im Allgemeimen begünstigt. Pflanzentheile, in denen, wenn sich dieselben unter normalen Verhältnissen entwickelt haben, kein Asparagin etc. nachgewiesen werden kann, enthalten reichliche Mengen von Amidosäuren sowie Säureamiden, nachdem sie einige Zeit lang im Dunkeln verweilt haben. Es wäre von vornherein denkbar, dass das Licht als solches die Anhäufung von Säureamiden und Amidosäuren in den Zellen verhindere. Aber eine derartige Anschauung steht nicht mit den bekannten Thatsachen in Einklang, und es ist vor allen Dingen das Verdienst Pfeffers[5]), die Unhaltbarkeit derselben, zunächst

[1]) Vergl. E. Schulze und Urich, Versuchsstationen. Bd. 20. pag. 193.
[2]) Vergl. E. Schulze und Barbieri, Versuchsstationen. Bd. 21. pag. 63.
[3]) Vergl. Kellner, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 8. Supplementheft. pag. 243.
[4]) Vergl. Schulze und Barbieri, Journal f. prakt. Chemie. Bd. 25. No. 4.
[5]) Vergl. Pfeffer, Botan. Zeitung. 1874. pag. 251.

mit Bezug auf das Asparagin, klar dargethan zu haben. Der genannte Forscher cultivirte Lupinenpflanzen bei Zutritt des Lichtes in einer kohlensäurefreien Atmosphäre. Unter solchen Umständen wurden Pflanzen gewonnen, die in ihren grünen Organen reichliche Asparaginmengen enthielten, und man sieht also, dass das Licht als solches die Entstehung des Säureamides nicht zu unterdrücken im Stande ist. Daher muss die Thatsache, dass sich das Asparagin und andere Stickstoffverbindungen im Allgemeinen nur in solchen Pflanzenzellen, die dem Einfluss des Lichts entzogen sind, in besonders erheblichen Mengen anhäufen, auf andere Weise erklärt werden.

Die neueren Beobachtungen über das Verhalten der Säureamide sowie Amidosäuren haben zu dem wichtigen Resultate geführt, dass jene Körper nur dann in reichlichen Quantitäten in den Pflanzenzellen nachgewiesen werden können, wenn dieselben arm an gewissen stickstofffreien Substanzen sind, während die Gegenwart dieser letzteren, die Ansammlung der Amidosäuren und Säureamide in den Zellen verhindert. Dieses Ergebniss berechtigt unzweifelhaft zu der Schlussfolgerung, dass jene stickstofffreien Körper im Stande sind, sich mit Säureamiden sowie Amidosäuren zur Bildung von Proteïnstoffen zu vereinigen, und wenn man an dieser Anschauung festhält, so finden die mannigfaltigsten Erscheinungen im Leben der Pflanzen eine höchst einfache, ungezwungene und durchaus befriedigende Erklärung.

Wir dürfen, wie früher auseinandergesetzt worden ist, annehmen, dass die physiologischen Elemente des Plasma unter allen Umständen (bei Abwesenheit sowie bei Zutritt des Lichtes, bei Gegenwart oder Mangel von Kohlensäure in der die Pflanzen umgebenden Atmosphäre) in stickstoffhaltige Verbindungen (zumal Säureamide und Amidosäuren) sowie in stickstofffreie Atomgruppen zerfallen. Diese letzteren unterliegen bei Gegenwart des Sauerstoffs einer theilweisen Oxydation, als deren Produkte namentlich Kohlensäure und Wasser entstehen. Die stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente verhalten sich aber je nach Umständen sehr verschiedenartig. Sie müssen sich in den Pflanzenzellen anhäufen, wenn dieselben arm an solchen stickstofffreien Körpern sind, die für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration Verwendung finden können: dagegen muss die Proteïnstoffregeneration (und damit das Verschwinden der Säureamide und Amidosäuren) eintreten, wenn es nicht an geeigneten stickstofffreien Substanzen mangelt.

Keimpflanzen, die, wie z. B. die Lupinenkeimlinge, relativ arm an stickstofffreien Verbindungen sind, müssen, wenn sie sich im Dunkeln entwickeln, in kurzer Zeit sehr reich an Säureamiden und Amidosäuren werden, eine Anschauung, die in vollkommenem Einklange mit der Erfahrung steht. Wenn sich Lupinenpflanzen, die zunächst noch viel Asparagin etc. enthalten, bei Zutritt des Lichtes weiter entwickeln, so verschwinden die Säureamide sowie Amidosäuren schliesslich mehr oder weniger vollständig aus den Zellen, weil in Folge des Assimilationsprozesses stickstofffreies,

für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration verwendbares Material erzeugt wird.

Die Erbsen- und Bohnenkeimpflanzen etc. sind, selbst wenn sie sich im Dunkeln ausbilden, während der ersten Stadien ihrer Entwicklung arm an Säureamiden und Amidosäuren, weil erhebliche Mengen stickstofffreier Reservestoffe, die das Material zur Proteïnstoffregeneration liefern, vorhanden sind. Bei längerer Vegetation der Erbsen oder Bohnenkeimlinge im Dunkeln sammeln sich natürlich beträchtliche Quantitäten der stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma in den Zellen an.

Wenn, wie Borodin gezeigt hat, die treibenden Knospen vieler Pflanzen kein Asparagin enthalten, so erklärt sich diese Erscheinung unter Berücksichtigung des Umstandes, dass den Zellen unter normalen Verhältnissen in Folge des Assimilationsprozesses meistens hinreichende Mengen solcher stickstofffreier Körper zugeführt werden, welche sich mit der Gesammtmenge des vorhandenen Säureamids zur Bildung von Eiweissstoffen vereinigen können. Dunkelheit oder Abwesenheit von Kohlensäure in der Luft muss, da der Assimilationsprozess unter solchen Umständen nicht zur Geltung kommt, eine Anhäufung von Asparagin und anderweitigen Stickstoffverbindungen in den Pflanzenzellen herbeiführen.

Nach alledem sind wir keineswegs berechtigt zu behaupten, dass die Bildung von Amidosäuren und Säureamiden in solchen Zellen, in denen man das Vorhandensein dieser Körper nicht unmittelbar nachweisen kann, nicht stattfindet. Das Phänomen der Entstehung jener stickstoffhaltigen Körper entzieht sich vielmehr unter normalen Vegetationsbedingungen nur deshalb meistens der directen Beobachtung, weil die erwähnten Dissociationsproducte der physiologischen Elemente des Plasma sofort nach ihrer Entstehung wieder zur Proteïnstoffregeneration Verwendung finden. Wenn die Bildung von Säureamiden oder Amidosäuren übrigens sehr energisch zur Geltung kommt, und wenn nicht hinreichende Mengen des für die Proteïnstoffneubildung geeigneten stickstofffreien Materials in den Zellen vorhanden sind, so kann es selbst in Pflanzentheilen, die sich unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen entwickeln, zu einer Anhäufung der stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma kommen. Vor allen Dingen macht sich diese Erscheinung aber geltend, wenn die Pflanzen bei Zutritt des Lichtes in einer kohlensäurefreien Atmosphäre oder im Dunkeln verweilen.

Schliesslich ist es nicht ohne Interesse, die Frage zu berühren, welcher Natur jene stickstofffreie Substanz sein mag, die im Stande ist, sich mit Säureamiden oder Amidosäuren zu Proteïnstoffen zu vereinigen. Es lässt sich von vornherein behaupten, dass Amylum sowie Rohrzucker nicht die Fähigkeit besitzen, die Eiweissregeneration herbeizuführen, denn die rohrzuckerreichen Rüben und die stärkereichen Kartoffelknollen enthalten, wie bereits oben angeführt worden ist, sehr erhebliche Quantitäten

von Amidosäuren und Säureamiden. Dagegen ist sowohl vom rein chemischen als auch vom physiologischen Standpunkte aus die Ansicht gewiss als eine berechtigte anzusehen, dass die Glycose sich mit Säureamiden und Amidosäuren zur Proteïnstoffneubildung vereinigen kann. Ich selbst sowie andere Beobachter haben daher auch constatiren können, dass Zellen, die z. B. viel Asparagin führen, glycosearm sind, während in Pflanzenzellen umgekehrt bei einem reichlichen Glycosegehalte derselben gar keine oder geringe Asparaginmengen nachgewiesen werden können.[1])

Drittes Kapitel.

Der Athmungsprozess der Pflanzen.

§ 58. Die normale Athmung. — a) Allgemeines. Es existiren, wie im folgenden Paragraphen gezeigt werden soll, allerdings einige Pflanzen (Pilze), welche sogar bei völliger Abwesenheit des freien Sauerstoffs wachsen können. Die meisten Pflanzen sind dagegen als vollkommene Aërobien anzusehen; sie gehen alsbald zu Grunde, wenn sie dem Einflusse der Luft entzogen werden, denn unter solchen Umständen können weder die Stoffe gebildet, noch die Kräfte in Freiheit gesetzt werden, deren die Zellen zur normalen Entwicklung absolut nothwendig bedürfen.[2]) Alle lebensthätigen Pflanzenzellen (die Zellen der Pilze, der Wurzeln, Laubblätter, Blüthen, Früchte höherer Pflanzen etc.) nehmen in Berührung mit der Luft stets Sauerstoff auf und erzeugen dafür Kohlensäure sowie Wasser. Todte Pflanzentheile unterhalten keine normale Athmung oder überhaupt keine Athmung, und wenn sie geringe Kohlensäuremengen abgeben, so sind dieselben nur als Produkte von Verwesungs-, Vermoderungs- oder Fäulnissprozessen anzusehen.[3])

Bisher nahm man an, dass der atmosphärische Sauerstoff unmittelbar zersetzend auf die stickstofffreien Bestandtheile der Pflanzen (Amylum, Zuckerarten, Inulin, Fette etc.) einwirke. Die Dissociationshypothese führt zu einer anderen Auffassung der Verhältnisse. Man muss sich vorstellen, das die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma dasjenige Material repräsentiren, welches direkt verathmet wird, und jene soeben erwähnten stickstofffreien Körper (Amylum, Fette etc.) besitzen nur in sofern eine Bedeutung für den Athmungsprozess, als ihr Vorhandensein die Neubildung lebendiger Eiweissmoleküle und damit den Fortgang der Dissociations- sowie Athmungsprozesse ermöglicht. Wenn, wie im

---

[1]) Vergl. Detmer, Keimungsphysiologie. 1880, pag. 194.

[2]) Ich habe auch nachgewiesen (vergl. landwirthschl. Jahrbücher, Bd. 11, pag. 213), dass die Zellen höherer Pflanzen nicht im Stande sind, im Contact mit reinem Stickstoffoxydulgas zu wachsen, und dass ihnen das Vermögen abgeht, dies Gas zu zersetzen.

[3]) Vergl. Detmer, Sitzungsber. d. med.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena. Sitzung vom 18. November 1881.

vorigen Paragraphen angegeben ist, die Glycose als diejenige Substanz angesehen werden muss, die im Stande ist, sich mit Säureamiden und Amidosäuren zu Proteïnstoffen zu vereinigen, so unterliegt es wohl kaum einem Zweifel, dass auch bei der Dissociation der physiologischen Elemente neben stickstoffhaltigen Körpern eine stickstofffreie Atomgruppe von der Zusammensetzung der Glycose entsteht. Diese stickstofffreie Atomgruppe unterliegt einer theilweisen Oxydation, und ich habe mich in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses eingehender darüber ausgesprochen, dass als Produkte des in Rede stehenden Prozesses namentlich Kohlensäure, Wasser und eine für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Substanz angesehen werden müssen. Der Vorgang kann daher durch die nachstehende Formelgleichung zum Ausdruck gebracht werden:

$$C_6H_{12}O_6 + 10\,O = 5\,CO_2 + 5\,H_2O + CH_2O.$$

Die sich mit der Luft in Berührung befindenden Pflanzentheile liefern also, wenn der Sauerstoff auf die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma oxydirend einwirkt, ein Kohlensäurevolumen, welches dem Volumen der absorbirten Sauerstoffmenge gleich ist; es macht sich in allen Pflanzenzellen unter den bezeichneten Verhältnissen ein Prozess geltend, den man als normale Athmung bezeichnet. Da diese normale Athmung mit einer Kohlensäure- und Wasserbildung auf Kosten organischer Substanz der Pflanzenzellen verbunden ist, so leuchtet von selbst ein, dass der in Rede stehende Vorgang mit einer Verminderung des Trockensubstanzgehaltes der Pflanzentheile verbunden sein muss, und in der That lässt sich auf experimentellem Wege leicht feststellen, dass athmende Pflanzentheile (wenn das Stattfinden des Assimilationsprozesses ausgeschlossen wird) fortschreitend ärmer an Trockensubstanz werden.

Der erste Forscher, welcher sich eingehender mit der normalen Athmung der Pflanzen beschäftigte, ist Ingen-Housz[1]) gewesen.[2]). Später veröffentlichte dann Saussure[3]) die Resultate seiner klassischen Untersuchungen über die Respirationsvorgänge im Organismus der Gewächse. Auf die Arbeiten der genannten Forscher sowie Dutrochet's und anderer Beobachter über Pflanzenathmung komme ich im Verlaufe meiner Darstellung noch zurück; es sei an dieser Stelle nur noch erwähnt, dass Kühne[4]) im Jahre 1864 die Unentbehrlichkeit des Sauerstoffs für das Zustandekommen der Protoplasmabewegung nachwies. Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich die Vorgänge der normalen Athmung der Gewächse etwas specieller beleuchten.

---

[1]) Vergl. Ingen-Housz, Versuche mit Pflanzen. 1786—1788.

[2]) Uebrigens will ich hier bemerken, was wenig bekannt zu sein scheint, dass bereits Mayow etwa 100 Jahre vor Ingen-Housz mit der Thatsache der Unentbehrlichkeit der Luft für das Gedeihen der höheren Gewächse vertraut war. Vergl. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Bd. 4. pag. 141.

[3]) Vergl. Saussure, Chem. Untersuchungen über die Vegetation. Deutsch von Voigt. 1805. pag. 1 u. 54.

[4]) Vergl. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma. 1864. pag. 88.

b) Die Keimpflanzen. Die Samen sind nur im Stande zu keimen, wenn denselben gewisse Quantitäten freien Sauerstoffs zur Disposition stehen.[1]) In sauerstofffreien Medien kann das Wachsthum der höheren Pflanzen nicht zur Geltung kommen, und die Evolution des Embryo ist daher unmöglich. Von der Thatsächlichkeit der Sauerstoffabsorption bei der Keimung kann man sich leicht überzeugen, wenn man das Untersuchungsmaterial (gequollene Samen oder Keimpflanzen) mit einer beschränkten Luftmenge über Quecksilber in Berührung bringt. Es zeigt sich dann, dass der Sauerstoff der Luft mehr und mehr verschwindet, während dafür Kohlensäure, wie leicht zu constatiren ist, producirt wird. Das Volumen der erzeugten Kohlensäure ist, wenn man mit amylumreichen Samen experimentirt, dem Volumen der absorbirten Sauerstoffmenge nahezu gleich, während fettreiche Samen aus Gründen, die im folgenden Paragraphen berührt werden sollen, ein viel beträchtlicheres Sauerstoffvolumen aufnehmen.[2]) Bei normaler Entwicklung des Embryo wird allein Kohlensäure als gasförmiges Athmungsprodukt erzeugt; andere Gase (etwa Wasserstoff oder Kohlenoxyd etc.) entstehen nicht.

c) Die Pilze. Die Pilze erzeugen nicht unerhebliche Kohlensäuremengen, und zwar ist die Menge der von diesen Pflanzen producirten Kohlensäure nach meinen Untersuchungen gleich gross, mögen die Untersuchungsobjecte, unter sonst gleichen Umständen, dem Licht ausgesetzt sein oder im Dunkeln verweilen. In Contact mit hinreichend grossen Luftmengen absorbiren die Pilze eine Sauerstoffmenge, deren Volumen dem Volumen der exspirirten Kohlensäure nahezu gleich ist.

d) Die Blüthen. Nach den sorgfältigen Untersuchungen Saussure's[3]) über die Athmung der Blüthen absorbiren die Geschlechtsorgane mehr Sauerstoff aus der Luft und hauchen mehr Kohlensäure aus als die übrigen Blüthentheile. Männliche Blüthen oder Blüthentheile athmen nach Saussure bei gleichem Volumen stets lebhafter als weibliche. Die Athmungsintensität der Blüthen (bezogen auf die Volumen- oder Gewichtseinheit) ist in der Zeiteinheit und unter denselben Umständen grösser als die Athmungsintensität einer entsprechenden Quantität von Laubblättern derselben Pflanze. Das Kohlensäurevolumen, welches Blüthen aushauchen, ist dem absorbirten Sauerstoffvolumen nahezu gleich.

e) Die chlorophyllhaltigen Pflanzentheile. Dass grüne Pflanzentheile eine ziemlich lebhafte Athmung unterhalten, lässt sich leicht zeigen, wenn man z. B. Blätter im Finstern mit einer durch Quecksilber abge-

[1]) Es ist häufig die Ansicht ausgesprochen worden, dass keimende Samen auch im Stande seien, den Sauerstoff des Stickstoffoxyduls für die Zwecke der Athmung zu verwerthen. Ich habe sicher festgestellt, dass dies nicht möglich ist. Vergl. Detmer, landwirthschaftl. Jahrbücher, Band 11.

[2]) Vergl. namentlich Saussure, Froriep's Notizen. 1842. Bd. 24. No. 16. pag. 243.

[3]) Vergl. Saussure's chem. Untersuchungen etc. und Annal. de chim. et de phys. 1822. T. 21, pag. 279.

sperrten Luftmenge in Berührung bringt. Die gewöhnlichen dünnen Laubblätter der Gewächse scheiden eine Kohlensäuremenge ab, deren Volumen demjenigen der absorbirten Sauerstoffquantität nahezu gleicht. Sehr eigenthümlich verhalten sich unter den bezeichneten Umständen, wie Saussure durch mustergültige Versuche gezeigt hat, die dicken, fleischigen Blätter von *Sempervivum*, *Agave* etc. sowie die Stammglieder der Opuntien. In Berührung mit einer beschränkten Luftmenge vermindern diese letzteren das Volumen der Luft zunächst beträchtlich. Sie nehmen Sauerstoff auf, scheiden dafür aber keine Kohlensäure ab. Ist der Versuch einige Zeit lang fortgesetzt worden, so wird allerdings noch immer Sauerstoff absorbirt, aber jetzt macht sich gleichzeitig eine entsprechende Kohlensäureabgabe seitens der Pflanzentheile geltend, und die beschränkte Luftmenge erleidet in Folge dessen keine wesentlichen Volumenveränderungen mehr. Die während der ersten Versuchsperiode im Gewebe der Stammglieder der Opuntien auf Kosten des absorbirten Sauerstoffs gebildete Kohlensäure wird in den Zellen vom Zellsafte durch Absorption, vielleicht auch zum Theil durch chemische Kräfte, zurückgehalten, und sie kann daher nicht nach aussen abgegeben werden.

Wenn man die Athmungserscheinungen chlorophyllreicher Pflanzentheile bei Zutritt des Lichts untersucht, so kann das Hauptresultat des Respirationsprozesses (die Kohlensäureproduktion) nicht ungestört beobachtet werden, da die Assimilation neben der Athmung zur Geltung kommt, und mehr oder minder grosse Mengen der durch Athmung erzeugten Kohlensäure sogleich wieder in den grünen Zellen unter Sauerstoffabscheidung zersetzt werden.

Garreau[1]) hat mit Hülfe einer Methode, der gegenüber sich allerdings verschiedene Bedenken geltend machen lassen, gezeigt, dass grüne Blätter im Finstern relativ viel Kohlensäure abscheiden, weniger in diffusem Licht und noch weniger in direktem Sonnenlicht. Ich glaube, gestützt auf die Resultate meiner Untersuchungen annehmen zu dürfen, dass das Licht von keinem direkten Einflusse auf die Kohlensäureproduction der Pflanzenzellen ist. Chlorophyllfreie Pflanzentheile scheiden unter übrigens gleichen Umständen im Licht im Allgemeinen ebenso viel Kohlensäure wie im Finstern ab.[2]) Grüne Pflanzentheile verhalten sich nur deshalb anders, weil bei Lichtzutritt in Folge assimilatorischer Thätigkeit des Chlorophylls mehr oder minder grosse Mengen der durch Athmung erzeugten Kohlensäure sofort wieder zersetzt werden. Daher muss die Kohlensäureabscheidung seitens grüner Pflanzentheile im Licht um so geringfügiger ausfallen, je reicher dieselben an Chlorophyll sind.

Die indirekte Bedeutung des Lichtes für die Athmungsintensität

---

[1]) Vergl. Garreau, Annal. d. sc. nat. 1851. T. 25, pag. 35.

[2]) Vergl. Detmer, Sitzungsb. d. Jenaischen Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft 1881. Wilson (Flora, 1882) hat meine Angaben bestätigt.

grüner Pflanzentheile ist selbstverständlich eine erhebliche, denn das Licht vermittelt ja erst die Bildung des Materials, welches schliesslich für die Zwecke der Athmung Verwendung findet. Werden grüne Pflanzentheile im Finstern auf ihre Athmungsintensität untersucht, so zeigt sich, dass dieselbe alsbald beträchtlich sinkt. Dies ist ganz natürlich, da das durch Assimilation erzeugte stickstofffreie Material, welches zur Regeneration der in Folge des Stoffwechsels zersetzten physiologischen Elemente des Plasma Verwendung findet, bald aufgezehrt sein muss. Werden die grünen Pflanzentheile jetzt einige Zeit lang dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt und dann abermals im Dunkeln auf ihre Athmungsintensität geprüft, so ergiebt sich, dass dieselbe wieder gewachsen ist, weil durch Assimilation neue Quantitäten stickstofffreier organischer Verbindungen gebildet werden konnten, deren Atome zwar nicht unmittelbar, wol aber nach erfolgter Association mit den stickstoffhaltigen Dissociationsprodukten der physiologischen Elemente des Plasma und erneuter Zersetzung der letzteren für die Zwecke der Athmung Verwendung finden.[1])

f) Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Verlauf der normalen Athmung. Ich habe mich auf experimentellem Wege davon überzeugen können, dass der Wassergehalt der Zellen nicht ohne Einfluss auf die Athmungsintensität derselben ist. Wasserreichere Pflanzentheile geben nämlich in der Zeiteinheit und unter gleichen Umständen mehr Kohlensäure als wasserarme ab.

Die Fragen nach den Beziehungen zwischen der Höhe der constant gehaltenen Temperatur und der Sauerstoffaufnahme sowie Kohlensäureabgabe in Folge des Respirationsprozesses, sind noch keineswegs als gelöst zu betrachten. Höhere Temperaturen (bis zu denjenigen, welche die Lebensthätigkeit der Pflanzenzellen vernichten) steigern zwar die Athmungsintensität der Gewächse nach jeder Richtung, aber während Wolkoff und A. Mayer[2]) aus ihren Untersuchungen den Schluss ziehen, dass eine Proportionalität zwischen der Höhe der constant gehaltenen Temperatur und der Grösse der Sauerstoffabsorption seitens der Pflanzenzellen existire, scheiden sehr verschiedene Pflanzentheile nach den Beobachtungen von Debérain, Moissan[3]) und Pedersen[4]) bei höheren Temperaturen verhältnissmässig viel mehr Kohlensäure als bei niederen ab. Es müssen fernere Untersuchungen ausgeführt werden, um die hier kurz berührten interessanten Fragen ihrer Lösung entgegenzuführen.

Mit Bezug auf den Einfluss, den der Sauerstoffgehalt der Luft auf die

---

[1]) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse zumal die Angaben Borodin's in Just's botan. Jahresber. f. 1876. pag. 920.

[2]) Vergl. Wolkoff und A. Mayer, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 3. pag. 481.

[3]) Vergl. Debérain und Moissan, Compt. rend., T. 78, pag. 1112 u. Moissan, Annal. d. sc. nat. Ser. 6. T. 7. No. 5 und 6.

[4]) Vergl. Pedersen, Mittheilungen aus d. Carlsberger Laboratorium. Kopenhagen 1878. H. 1. pag. 59.

Kohlensäureproduktion athmender Pflanzenzellen ausübt, ist namentlich zu betonen, dass Keimpflanzen nach den Untersuchungen Rischawi's[1]) in der Zeiteinheit und unter sonst gleichen Umständen in Berührung mit reinem Sauerstoff ebenso viel Kohlensäure wie in Contact mit gewöhnlicher atmosphärischer Luft produciren. Verweilen Keimpflanzen übrigens längere Zeit in reinem Sauerstoff, so gehen dieselben meistens zu Grunde. Dasselbe tritt ein, wie Bert[2]) feststellen konnte, wenn man die Keimlinge dem Einflusse einer unter höherem Druck stehenden Atmosphäre gewöhnlicher Luft aussetzt, und daraus folgt, dass nicht der Luftdruck an sich, sondern ein hoher Partialdruck des Sauerstoffs schädlich auf die lebensthätigen Zellen einwirkt.

§ 59. Die Vinculationsathmung. — Werden fettreiche Samen (Raps-, Lein-, Ricinussamen etc.) im gequollenen Zustande mit einer über Quecksilber abgesperrten Luftmenge in Berührung gebracht, so zeigt sich, dass das Volumen der Luft, selbst bei Abwesenheit von Aetzkali, alsbald eine erhebliche Verminderung erleidet. Es muss also Sauerstoff absorbirt werden, ohne dass dafür eine entsprechende Kohlensäuremenge zur Abscheidung gelangt. Wie die Fette sich ausserhalb des Organismus mit dem Sauerstoff verbinden, wenn sie der Luft ausgesetzt sind, so geschieht dasselbe in ausgedehntem Maasse bei der Keimung fettreicher Samen, während die Vinculationsathmung fettarmer Samen eine nur sehr unbedeutende sein kann. Ueberdies ist zu bemerken, dass die Fette bei der Keimung, wie im folgenden Kapitel eingehender gezeigt werden soll, in Kohlehydrate übergehen, und dieser Prozess, bei dessen Zustandekommen also sauerstoffarme Verbindungen in sauerstoffreiche übergehen, muss ebenso mit einer Sauerstoffabsorption ohne entsprechende Kohlensäureabgabe verbunden sein.[3]) Uebrigens macht sich bei der Keimung fettreicher Samen neben der Vinculationsathmung selbstverständlich die gewöhnliche normale Athmung in bemerkenswerther Weise geltend.

§ 60. Die innere Athmung. — Das Phänomen der inneren Athmung lässt sich in ungetrübtester Form beobachten, wenn man Pflanzentheile (Keimlinge, Blätter, Stengel, Blüthen, Früchte etc.) in eine sauerstofffreie Atmosphäre bringt. Es zeigt sich dann, dass das Volumen dieser Atmosphäre alsbald eine Vergrösserung erleidet. Die lebensthätigen Zellen der Pflanzentheile athmen Kohlensäure aus, und zwar entstammt der Kohlenstoff sowie der Sauerstoff derselben organischen Stoffen, die in den Zellen bereits vorhanden waren. Die von Wortmann[4]) durchgeführten Unter-

---

[1]) Vergl. Rischawi, Versuchsstationen. Bd. 19. pag. 336.

[2]) Vergl. Bert, Versuchsstationen. Bd. 17. pag. 117.

[3]) Specielleres vergl. bei Detmer, physiologisch-chem. Untersuchungen über den Keimungsprozess ölhaltiger Samen etc., Leipzig und Cassel, 1875, und bei Godlewski, Pringsheims Jahrbücher, Band 13.

[4]) Vergl. Wortmann, Ueber die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung der Pflanzen. Inaugural-Dissert. Würzburg 1879.

suchungen über die innere Athmung haben ergeben, dass die Kohlensäuremenge, welche die Zellen während der ersten Stadien des Versuches in sauerstofffreier Atmosphäre aushauchen, ebenso gross wie diejenige Kohlensäuremenge ist, welche sie unter gewöhnlichen Umständen in Folge normaler Athmung in derselben Zeit aushauchen würden. Wilson (vergl. Flora, 1882) gelangte bezüglich mancher Pflanzentheile zu abweichenden Resultaten. Ferner ist von Wichtigkeit, dass die Zellen höherer Pflanzen bei Sauerstoffmangel natürlich nicht wachsen, dass sie aber ihre Lebensfähigkeit in Contact mit sauerstofffreien Medien, wenn sie nicht zu lange in denselben verweilen, nicht einbüssen, sondern dass sie, an die Luft gebracht, weiter wachsen. Allerdings schädigt das Verweilen der Pflanzen in einem sauerstofffreien Raum die Zellen derselben, wie ich fand, nicht unwesentlich.

Von einem ganz hervorragenden physiologischen Interesse ist nun die zuerst von Lechartier und Bellamy,[1]) neuerdings ebenso von Brefeld[2]) sicher constatirte Thatsache, dass die Pflanzen und Pflanzentheile (so z. B. Stengel, Blätter, Blüthen, Früchte etc.) bei Abwesenheit des freien atmosphärischen Sauerstoffs neben dem erwähnten Produkt der inneren Athmung (der Kohlensäure) auch Alkohol in geringeren oder grösseren Quantitäten erzeugen. Die Zellen der höheren Pflanzen sind nicht im Stande, wie bereits angeführt worden ist, bei Sauerstoffabschluss zu wachsen; nach ihrem Tode erzeugen die Pflanzenzellen natürlich auch keinen Alkohol mehr.

Die hier berührten Vorgänge besitzen deshalb insbesondere ein hohes Interesse, weil sie bis zu einem bestimmten Grade Aehnlichkeiten mit jenem Prozesse darbieten, den man gewöhnlich als alkoholische Gährung bezeichnet, und der durch lebende Pilzzellen verursacht wird.

Die Resultate der von Pasteur,[3]) Liebig,[4]) Brefeld,[5]) A. Mayer[6]) sowie von anderen Beobachtern durchgeführten Untersuchungen haben ergeben, dass der gewöhnliche Hefepilz *(Sacharomyces cerevisiae)* in Contact mit sauerstoffreicher Luft ein Verhalten zeigt, wie ein solches sonstigen Pflanzenzellen unter den nämlichen Umständen überhaupt eigenthümlich ist. Die Hefezellen wachsen und unterhalten normale Athmung; sie erzeugen aber (allerdings nur dann, wenn ihnen sehr bedeutende Sauerstoffmengen zur Disposition gestellt werden) keinen Alkohol. Bei Sauerstoffmangel bilden die Hefezellen dagegen in Contact mit Zuckerlösung viel Alkohol, aber sie wachsen gleichzeitig, so lange es nicht an Gährmaterial gebricht, und schädliche Stoffe sich nicht anhäufen, und hierdurch unterscheiden sie sich wesentlich von den Zellen höherer Pflanzen, die ja bei Abwesenheit

[1]) Vergl. Lechartier und Bellamy, Compt. rend., T. 69. 75 und 79.

[2]) Vergl. Brefeld, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5, pag. 328.

[3]) Vergl. Pasteur, Compt. rend. 1861 nnd 1863.

[4]) Vergl. Liebig, Ueber Gährung, Quelle d. Muskelkraft und Ernährung. 1870.

[5]) Vergl. Brefeld, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 3 u. 5.

[6]) Vergl. A. Mayer, Lehrbuch der Gährungschemie. 1874. Vergl. auch den im Jahre 1876 erschienenen Nachtrag zu diesem Werke.

des freien Sauerstoffs niemals wachsen. Wenn Hefezellen lange Zeit bei Sauerstoffabschluss verharren, so hört ihr Wachsthum (ohne Zweifel nur in Folge der sich geltend machenden Anhäufung schädlich wirkender Stoffe) allmählich auf. Die Zellen gehen in den Zustand des Absterbens über, sie erzeugen aber, bis sie wirklich abgestorben sind, noch Alkohol. Den Zellen des gewöhnlichen Hefepilzes ganz ähnlich verhalten sich diejenigen von *Mucor racemosus*. Einige Mucorarten sind dagegen wol noch im Stande, Zuckerlösungen bei Sauerstoffabwesenheit in Gährung zu versetzen; sie können aber unter solchen Umständen nicht mehr wachsen.

Die gährungserregende Thätigkeit dieser letzteren Mucorineen ist zu schwach; sie wachsen daher nicht mehr. Allgemein ist zu betonen, dass nur solche Zellen, welche bei Sauerstoffabschluss hinreichend starke Gährung hervorrufen, auch unter diesen Umständen wachsen können. Die Gährung ist dann als Stellvertreterin der bei Zutritt des Sauerstoffes stattfindenden normalen Athmung anzusehen; durch beide Prozesse können erst, allerdings unter sehr verschiedenen Umständen, die für das Wachsthum geeigneten Stoffe und Betriebskräfte gewonnen werden.

Meine Anschauungen über das Wesen der inneren Athmung und über die Beziehung derselben zur normalen Athmung habe ich bereits auf pag. 241 meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen wie folgt formulirt:

„1. Der normalen sowie der inneren Athmung der Pflanzenzellen geht stets eine Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma voran.

2. Die stickstofffreien Zersetzungsprodukte haben stets die Tendenz, sich durch intramolekulare Bewegung ihrer Atome weiter zu dissociiren.

3. Befinden sich die Pflanzenzellen aber mit dem freien Sauerstoff in Contact, so kommt dieser letztere Dissociationsprozess nicht zum Abschluss, weil der Sauerstoff oxydirend auf die stickstofffreien Verbindungen einwirkt und zur Bildung von Kohlensäure, Wasser, sowie eines Körpers, der für die Zwecke des Wachsthums in Anspruch genommen werden kann, Veranlassung giebt (normale Athmung).

4. Bei Sauerstoffabschluss vollzieht sich die Dissociation der stickstofffreien Verbindungen in den Pflanzenzellen in augenfälligster Weise, aber der Verlauf dieses Vorganges ist nicht in allen Fällen derselbe, übrigens stets mit innerer Athmung verbunden.[1])

5. Normale alkoholische Gährung, die bei Sauerstoffabschluss mit Wachsthum der Gährungserreger verbunden ist, vermögen lediglich die Zellen einiger Pilze hervorzurufen.[2]) Die Zellen höherer Pflanzen können

---

[1]) Einige Pflanzen (Pilze) liefern auch Wasserstoff als Produkt innerer Athmung. Vergl. Müntz, Annal. d. chim. et de phys. Ser. 5, T. 8, pag. 67.

[2]) Uebrigens ist hier zu bemerken, dass die Zellen einiger Pilze (*Sacharomyces*, *Mucor*) in Contact mit Zuckerlösungen selbst bei anscheinend beträchtlichem Sauerstoffzutritt Alkohol erzeugen, eine Erscheinung, die, wie ich meine, darin ihre Erklärung findet, dass diese Pflanzen den Sauerstoff nicht mit der bedeutenden Energie, wie es die

bei Mangel des freien Sauerstoffs nicht wachsen; sie sterben allmählich ab, aber sie unterhalten in diesem Zustande, so lange sie noch nicht völlig getödtet sind, innere Athmung, und als Dissociationsprodukte der in Folge der Zersetzung der Eiweisskörper gebildeten stickstofffreien Stoffe treten geringe Alkoholmengen, Kohlensäure, sowie anderweitige Substanzen auf."

Die alkoholische Gährung ist nach alle dem keineswegs als ein fermentativer Prozess aufzufassen, sondern sie ist Folge der Lebensthätigkeit von Pflanzenzellen, und nach meiner Dissociationshypothese sind die Phänomene der Alkoholbildung seitens der Zellen höherer Pflanzen sowie der Zellen des eigentlichen Hefepilzes mit Leichtigkeit unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen. Ich ziehe es deshalb auch vor, bei der Erklärung der Gährungserscheinungen die Dissociationshypothese und nicht die von Nägeli[1]) kürzlich aufgestellte, für die Theorie der fermentativen Prozesse allerdings so bedeutungsvolle molekular-physikalische Hypothese zu Grunde zu legen, und nach meiner Auffassung kommen die gesammten Gährungserscheinungen, welche sowohl von höheren Pflanzen als auch von dem eigentlichen Hefepilze hervorgerufen werden, wie gesagt, dadurch zu Stande, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente bei Sauerstoffabschluss in Folge der Bewegung ihrer Atome in Alkohol, Kohlensäure und andere Stoffe zerfallen. Der Fortgang der Gährung wird dadurch ermöglicht, dass die stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle sich wieder mit vorhandenen stickstofffreien Stoffen (Glycose) zur Bildung neuer physiologischer Elemente verbinden, die abermals zerfallen können.

Abgesehen von den bereits erwähnten Pilzen sind auch noch einige andere im Stande, bei Sauerstoffabschluss zu vegetiren und Gährungserscheinungen hervorzurufen. Vor allem ist hier auf das merkwürdige Verhalten des *Clostridium butyricum* hinzuweisen. Dieser Schizomycet, welcher die Buttersäuregährung verursacht, indem derselbe z. B. die Milchsäure unter Bildung von Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff zersetzt, muss nach den sehr beachtenswerthen Untersuchungen Prazmowski's[2]) als ein vollkommenes Anaërobium aufgefasst werden. Der Pilz ruft allein bei Sauerstoffabwesenheit Gährungserscheinungen hervor; die sämmtlichen Lebensvorgänge desselben können sich nicht nur bei vollkommenem Sauerstoffmangel vollziehen, sondern Sauerstoffzutritt unterdrückt sogar die Entwicklung des Organismus.[3])

---

höheren Pflanzen vermögen, an sich reissen, aber dafür um so energischer Alkoholbildung hervorzurufen befähigt sind.

[1]) Vergl. Nägeli, Theorie der Gährung. 1879.

[2]) Vergl. Prazmowski, Untersuchungen über Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien. Leipzig, 1880.

[3]) Uebrigens ist zu bemerken, dass keineswegs sämmtliche Schizomyceten zu den Anaërobien gehören. So ist z. B. nach Prazmowski das mit dem hier zuletzt erwähnten Pilz sehr nahe verwandte *Clostridium Polymyxa* nur bei Sauerstoffzutritt im Stande, sich normal zu entwickeln.

Es scheint, dass ebenso eine gewisse *Micrococcus*-Species, welche den Trauben- und Milchzucker zersetzen kann, bei Sauerstoffabschluss zu vegetiren vermag. Die physiologischen Elemente dieses Pilzes liefern aber nicht in erster Linie, wie diejenigen des *Sacharomyces cerevisiae* Alkohol, oder wie diejenigen der erwähnten *Clostridium*-Species Buttersäure als stickstofffreie Dissociationsprodukte, sondern es werden erhebliche Milchsäurequantitäten gebildet.

Es existirt noch eine Reihe niederer Organismen, welche in Folge ihrer Lebensthätigkeit im Stande sind, organische Körper oder gar Organismen, mit denen sie sich in Contact befinden, in eigenthümlicher Weise zu verändern. Ich nenne hier z. B. den *Micrococcus ureae,* welcher den Harnstoff in kohlensaures Ammoniak umwandelt, ferner die eigentlichen Fäulnissbacterien *(Bacterium Termo)*, welche Proteïnstoffe unter Bildung mannigfacher organischer Körper sowie verschiedener Gase (Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Stickstoff etc.) zersetzen. Fäulnissprozesse ohne gleichzeitige Gegenwart der Bacterien sind noch niemals beobachtet worden, und alle Verhältnisse, welche das Leben der letzteren vernichten, bedingen auch einen Stillstand der Fäulniss. Interessant ist, dass die Fäulnissbacterien, wenn sie in nicht zu grosser Menge in den lebenden thierischen Organismus eingeführt werden, nach Traube's Untersuchungen absterben. Es muss an dieser Stelle noch darauf hingewiesen werden, dass viele pathologische Zustände der Thiere und Menschen in Folge des Lebensprozesses niederer Organismen hervorgerufen werden. Sicher nachgewiesen ist dies, — wenn allein die durch Schizomyceten verursachten Krankheiten Berücksichtigung finden, — z. B. für den durch eine *Bacillus*-Species verursachten Milzbrand, für die Tuberculose und für die jetzt vorherrschende Krankheit der Seidenraupe, die Schlaffsucht. Wahrscheinlich werden aber auch Cholera, Thyphus, Diphtheritis, *Variola* etc. durch den Lebensprozess niederer Organismen hervorgerufen.[1])

Ueber das Verhalten der zuletzt genannten Pilze dem freien Sauerstoff gegenüber ist nichts Genaueres bekannt. Dagegen ist es gewiss, dass jene Schizomyceten, welche, wie z. B. die *Mycoderma aceti,* die Essigsäurebildung aus Alkohol hervorrufen, oder welche die Nitrificationsprozesse im Boden bedingen, des freien Sauerstoffs für ihre normale Entwicklung bedürfen, denn sie wirken ja unzweifelhaft als Sauerstoffüberträger.

§ 61. Die Insolationsathmung. — Den Säften der Blätter einiger Pflanzen (Crassulaceen) kommt, wie bereits Mohl angegeben hat, die merkwürdige Eigenschaft zu, dass sie während der Nacht eine saure Reac-

---

[1]) Ueber die hier berührten Verhältnisse vergl. man die Zusammenstellungen in Lüerssen's medicinisch-pharmaceutischer Botanik, Bd. 1, sowie in der kürzlich erschienenen Schrift: Zur Aetiologie der Infectionskrankheiten. München bei Finsterlin, 1881. Vergl. auch Koch's Untersuchungen über den Milzbrand in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. 2, und Koch's bedeutungsvolle Beobachtungen über die Tuberculose in d. berliner klinischen Wochenschrift, 1882, No. 15.

tion annehmen, die aber am Tage wieder verschwindet. Unter Berücksichtigung dieses Beobachtungsresultates hat A. Mayer[1]) das Verhalten der Blätter von Crassulaceen in kohlensäurefreier Atmosphäre bei Zutritt des Lichtes, nachdem dieselben vorher im Dunkeln verweilt hatten, genauer untersucht und gefunden, dass die Blätter unter solchen Umständen erhebliche Sauerstoffmengen abgeben. Man könnte meinen, dass dieser Sauerstoff seiner Gesammtmasse nach durch Zersetzung von Kohlensäure entstände, die, wie es für die Stengelglieder der Opuntien gilt, in den Zellen aufgespeichert werden kann; aber A. Mayer hat diese Auffassung schon auf Grund der Ergebnisse besonderer Versuche als eine irrthümliche hingestellt. Die Blätter der Crassulaceen scheinen, soweit wir heute orientirt sind, in kohlensäurefreier Atmosphäre bei Lichtzutritt deshalb Sauerstoff abzugeben, weil unter diesen Bedingungen eine Pflanzensäure (nach A. Mayer eine Isomere der Aepfelsäure), die sich im Dunkeln im Gewebe der Blätter anhäufen kann, unter Sauerstoffabscheidung zersetzt wird. Als ein ferneres Produkt des in Rede stehenden Reductionsprozesses, der gewiss unter Mitwirkung des Chlorophylls zu Stande kommt, sind wahrscheinlich Kohlehydrate anzusehen. Der frei werdende Sauerstoff ist, da er einem Stoffwechselprozesse seine Entstehung verdankt, als ein Athmungsprodukt aufzufassen.

§ 62. Die Wärmeentwicklung und die Phosphorescenz der Pflanzen. — Wenn wir unser Augenmerk allein auf diejenigen Prozesse im Innern der Pflanze richten, durch welche der Temperaturzustand des Organismus in einigermaassen erheblicher Weise beeinflusst wird, so ist vor allen Dingen zu bemerken, dass die in den Pflanzenzellen ganz allgemein zur Geltung kommenden Dissociations- sowie Decompositionsprozesse eine Freiwerdung von Wärme herbeiführen müssen. Wenn die physiologischen Elemente des Plasma eine Spaltung in stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomgruppen erleiden, wenn diese letzteren einer ferneren Dissociation unterliegen, oder wenn sie unter Vermittelung des Sauerstoffs der Luft oxydirt werden, so wird actuelle Energie in Freiheit gesetzt, und diese tritt unter anderem in Form von Wärme auf (Eigenwärme der Pflanzen). Damit ist nun aber keineswegs gesagt, dass die Pflanzen stets eine höhere Temperatur als die sie umgebenden Medien besitzen müssen, und man findet in der That, dass die krautigen Theile der im Freien vegetirenden Pflanzen meistens nicht wärmer, sondern sogar kälter als die umgebende Luft sind, eine Erscheinung, die sich in einfachster Weise erklärt, wenn man bedenkt, dass neben jenen Ursachen, welche die Temperatur des Pflanzenkörpers erhöhen können, gleichzeitig anderweitige Momente thätig sind, durch welche die Temperatur der Gewächse eine

[1]) Vergl. A. Mayer, Versuchsstationen. Bd. 21, pag. 277. Ich glaube nicht, dass die Ansichten, welche H. de Vries (vergl. landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 5, pag. 469) über die hier in Rede stehenden Verhältnisse geäussert hat, nach den neueren Publicationen A. Mayer's als solche angesehen werden können, welche mit den Thatsachen in Einklang stehen.

Erniedrigung erfährt. So wird in Folge der Wärmeausstrahlung sowie der Transpiration krautiger Pflanzentheile die Eigenwärme derselben gewöhnlich nicht ohne weiteres in die Erscheinung treten; es bedarf meistens besonderer Maassnahmen (vor allem Beseitigung irgendwie lebhafterer Transpiration), um die Entwicklung der Eigenwärme im Gewebe krautiger Pflanzentheile constatiren zu können. Andere Pflanzentheile hingegen, deren Oberfläche im Vergleich zu ihrer Masse relativ gering ist, die eine nur schwache Transpiration unterhalten, oder in denen die Stoffwechselprozesse mit besonderer Energie zur Geltung kommen, eignen sich unter Umständen vortrefflich dazu, um die Existenz der pflanzlichen Eigenwärme direkt zu constatiren.

Dass in der That in Folge des Lebensprozesses der Pflanzenzellen Wärme entwickelt wird, lässt sich z. B. deutlich beobachten, wenn man den Temperaturzustand gährender Zuckerlösungen mit demjenigen der umgebenden Medien vergleicht. Es zeigt sich, dass die Gährung mit Wärmeentwicklung verbunden ist. Ebenso lässt sich leicht zeigen, dass bei der Keimung der Samen Wärme frei wird.[1]) Recht beträchtlich sind die Wärmemengen, welche in den Blüthen entwickelt werden. Man kann dies leicht constatiren, wenn man z. B. den Temperaturzustand der Antheren der Kürbisblüthen untersucht; aber vor allen Dingen ist hier auf die lebhafte Selbsterwärmung der einzelnen Theile des Kolbens der Aroideen hinzuweisen, denn dieser Pflanzentheil zeigt häufig einen Temperaturüberschuss von mehreren Graden.[2]) Dutrochet hat in der soeben citirten Abhandlung unter Benutzung eines thermoelektrischen Apparates den Nachweis geliefert, dass sich das Auftreten der Eigenwärme auch im Gewebe grüner Vegetationsorgane nachweisen lässt, wenn man diese Pflanzentheile, nachdem man sie vor irgendwie lebhafterer Transpiration geschützt hat, zum Experiment verwendet.

Die Athmung einzelner Pflanzen kann so lebhaft erfolgen, dass sogar Phosphorescenzerscheinungen auftreten. Sicher nachgewiesen ist das Leuchten verschiedener Agaricusarten (namentlich des *Agaricus olearius* in der Provence), ferner dasjenige der Rhizomorphen (Mycel von *Agaricus melleus)*, sowie einiger Schizomyceten, welche z. B. das Leuchten faulender Fische hervorrufen. Die erwähnten Pflanzen besitzen die Fähigkeit der Lichtentwicklung natürlich nur im lebenden Zustande; entzieht man ihnen den Sauerstoff, so hört die Phosphorescenz ebenfalls auf. Die häufig in der Literatur wiederkehrenden Angaben bezüglich des Leuchtens verschiedener Blüthen, sind von sehr zweifelhaftem Werth.[3])

---

[1]) Vergl. Göppert, Ueber Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen, Breslau 1830, und Wiesner, Sitzungsber. d. k. Akadem. d. Wiss. zu Wien. Bd. 64. Ueber die Wärmeentwicklung in Folge innerer Athmung von Keimpflanzen, Blüthen, Hefezellen etc. vergl. Erikson, Untersuchungen aus d. Botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1, pag. 105.

[2]) Vergl. Sennebier, Physiol. végétale. T. 3, pag. 315, und Dutrochet, Annal. d. sc. nat. T. 13, pag. 1.

[3]) Vergl. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie. 1838, Bd. 2, pag. 192 und Sachs, Experimentalphysiologie, pag. 304.

Viertes Kapitel.

Das Verhalten der stickstofffreien Verbindungen der Pflanzen.

§ 63. Die Baustoffe der Zellhaut im Allgemeinen. — Der Zellstoff der Zellmembranen kann auf keinen Fall als ein direktes Assimilationsprodukt angesehen werden. Dagegen liegt einerseits die Möglichkeit vor, dass gewisse in den Pflanzenzellen vorhandene stickstofffreie Verbindungen unmittelbar zur Zellstoffbildung Verwendung finden, andererseits kann man aber auch von vornherein der Ansicht sein, dass erst durch die Zersetzung der Proteïnstoff, das für die Zwecke der Zellstoffbildung erforderliche Material gewonnen wird. Nach allem, was bereits in diesem Abschnitte gesagt worden ist, muss man heute dieser letzteren Auffassung den Vorzug geben, aber es ist schon hier zu betonen, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma keineswegs in ihrer Gesammtmasse in Zellstoff umgewandelt werden, sondern dass sie zunächst unter Kohlensäure- sowie Wasserbildung einem Decompositionsprozesse anheimfallen, über dessen Verlauf die im 58. Paragraphen aufgestellte Formelgleichung näheren Aufschluss giebt. Jene Nebenprodukte des Stoffwechsels (Kohlensäure und Wasser) werden von den Pflanzenzellen abgeschieden; die Gruppe CH_2O verbleibt aber in den Zellen und kann in Cellulose übergeführt werden. Soll der Prozess der Zellstoffbildung in den Pflanzen und damit der Vorgang des Wachsthums nicht stille stehen, so müssen die stickstoffhaltigen Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma natürlich aufs Neue mit stickstofffreien Körpern zur Bildung lebendiger Eiweissmoleküle in Wechselwirkung treten. Für diesen Zweck finden in der That die direkten Assimilationsprodukte (Amylum, Zucker, Fette) oder die in vorhandenen Reservestoffbehältern aufgespeicherten Substanzen (Amylum, Rohrzucker, Dextrin, Inulin, Fette etc.) Verwendung, und alle diese Körper können daher in einem bestimmten Sinne noch heute als Material angesehen werden, welches für die Bildung der Zellmembranen verbraucht wird. Jene Verbindungen sind ferner noch heute, wie dasselbe bereits von Sachs vor etwa 20 Jahren mit so grossem Nachdruck betont worden ist, als physiologisch gleichwerthige Substanzen aufzufassen.[1])

§ 64. Das Verhalten der Kohlehydrate. — Die in den Assimilationsorganen der Gewächse gebildete Stärke bleibt unter normalen Verhältnissen nicht in den Chlorophyllkörnern liegen, sondern sie wird in Glycose übergeführt und findet darauf im vegetabilischen Organismus die mannigfaltigste Verwendung. Für die Beurtheilung des Prozesses der

[1]) Vergl. Sachs, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 3, pag. 183, und Experimentalphysiologie, pag. 347. Sachs hat das Verhalten plastischer Stoffe in den Pflanzen auf mikroskopischem Wege eingehender verfolgt und mit Bezug auf die dabei in Anwendung gebrachten Methoden sind die citirten Schriften zu vergleichen. Man vergl. ferner Sachs, Flora, 1862, pag. 289.

Auflösung der in Pflanzenzellen vorhandenen Amylumkörner überhaupt, ist es von Wichtigkeit zu betonen, dass dabei nach den neueren Untersuchungen Fermente ganz allgemein eine wichtige Rolle spielen. Die Beobachtungen von Baranetzky[1]) und anderer Forscher haben gezeigt, dass nicht nur in den Samen Fermente (Diastase) vorhanden sind, welche auflösend auf die Amylumkörner einwirken können, sondern dass ebenso die grünen Blatt- und Stammgebilde der Pflanzen solche Fermente führen. Die Fermente wirken corrodirend und chemisch verändernd auf die Amylumkörner ein, und in dem Maasse, wie diese Corrosion, die übrigens in sehr mannigfaltiger Weise in die Erscheinung treten kann, fortschreitet, entsteht neben Dextrin Glycose auf Kosten der verschwindenden Stärke.[2])

Es sei noch erwähnt, dass der Verlauf des Prozesses der Stärkeumbildung durch Diastase in bedeutsamer Weise von äusseren Momenten beeinflusst wird. Von besonderem physiologischem Interesse ist die Thatsache, dass nach meinen Untersuchungen die Gegenwart kleiner Säuremengen die Amylumumbildung durch Diastase ganz bedeutend beschleunigt. Diese Wirkung vermögen sowohl organische als auch anorganische Säuren (selbst Kohlensäure) geltend zu machen.[3]) Ich habe auch feststellen können, dass der Prozess der Stärkeumbildung in sehr schwach alkalisch reagirenden Gemischen von Kleister und Malzextract langsamer als in sehr schwach sauren, und in diesen langsamer als in etwas stärker sauren Flüssigkeitsgemischen verläuft. Grössere Säuremengen heben die Wirksamkeit der Diastase aber völlig auf. Der Prozess der Amylumumbildung wird ferner wesentlich durch die herrschenden Temperaturverhältnisse beeinflusst.

Die aus der durch Assimilation erzeugten Stärke gebildete Glycose strömt nun, was zunächst unsere Aufmerksamkeit verdient, den wachsenden Pflanzentheilen zu. Sie wandert aus den Blättern in die Stammgebilde, kann in diesen nach aufwärts und abwärts bewegt werden, also schliesslich in alle Organe der Pflanzen (Wurzeln, junge Laubblätter, Blüthen etc.) gelangen, in denen ein Flächenwachsthum der Zellhäute oder Zelltheilungsvorgänge zur Geltung kommen. An dem Orte ihres Verbrauchs angelangt, vereinigt sich die Glycose mit den stickstoffhaltigen Dissociationsprodukten der physiologischen Elemente des Plasma. Es entstehen neue lebendige Eiweissmoleküle, und diese liefern endlich, nachdem die oft erwähnten Dissociations- und Decompositionsvorgänge zur Geltung gekommen sind, das für die Zwecke des Wachsthums verwerthbare Material.

---

[1]) Baranetzky, Die stärkeumbildenden Fermente in d. Pflanzen. Leipzig 1878. Wortmann, (vergl. Zeitschrift f. physiologische Chemie, Bd. 6) hat gezeigt, dass auch in Bacterien diastatische Fermente erzeugt werden.

[2]) Wenn hier und im Folgenden von Glycose die Rede ist, so ist darunter stets eine auf Fehling'sche Flüssigkeit direkt reducirend einwirkende Zuckerart zu verstehen.

[3]) Vergl. Detmer, Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. für Medicin und Naturwissenschaft, 1881, landwirthschl. Jahrbücher, Bd. 10. und Zeitschrift f. physiologische Chemie. Bd. 7. Eingehende Darstellungen über fermentative Prozesse überhaupt findet man in der Schrift von A. Mayer, Die Lehre von den chemischen Fermenten, 1882.

Mit Bezug auf die Wanderung stickstofffreier Verbindungen in den Gewächsen muss bereits an dieser Stelle betont werden, dass sich die in Rede stehenden Körper hauptsächlich im Parenchym der Pflanzen bewegen. Ferner ist von Wichtigkeit, dass die auf der Wanderung begriffene Glycose sehr allgemein in den Parenchymzellen transitorisch in Stärke übergeht, und endlich darf nicht übersehen werden, dass, während in allen in Streckung begriffenen Zellen der Pflanzen diese oder jene stickstofffreien Verbindungen (Glycose, Stärke etc.) nachgewiesen werden können, ein derartiger Nachweis nicht gelingt, wenn man die sich lebhaft theilenden Zellen der Vegetationspunkte der Stengel und Wurzeln oder des Cambiums untersucht. Zwar werden gerade diesen Zellen relativ erhebliche Quantitäten stickstofffreier Substanzen zugeführt; aber der Stoffverbrauch in denselben ist ein so lebhafter, dass jene Verbindungen sich nicht anhäufen können, und sich deshalb dem direkten Nachweis entziehen.[1])

Die in den Assimilationsorganen der Pflanzen gebildete Stärke, resp. die aus derselben gebildete Glycose kann aber nicht allein für die Zwecke des Wachsthums eine unmittelbare Verwendung finden, sie kann vielmehr ebenso zur Bildung solcher Körper dienen, die zunächst in Reservestoffbehältern zur Aufspeicherung gelangen, um erst in einer folgenden Vegetationsperiode verarbeitet zu werden. Wenn sich die Rübenwurzeln ausbilden, so zeigt sich, dass das Parenchym der Stiele der Blätter grosse Glycosemengen enthält. Transitorische Stärkebildung tritt in diesem Falle nur in beschränktem Umfange auf. Die Glycose wandert aus den Assimilationsorganen in die Wurzeln und wird hier in Rohrzucker umgewandelt. Bei der Entwicklung der Kartoffelknollen werden beträchtliche Mengen des durch Assimilation erzeugten stickstofffreien Materials den Zellen derselben zugeführt, um schliesslich in Form von Amylumkörnern abgelagert zu werden. Ganz analoge Prozesse machen sich bei der Ausbildung der inulinreichen Knollen von *Helianthus tuberosus*, bei der Aufspeicherung von Reservestoffen in Zwiebeln, im Holz der Stämme, im Endosperm und Perisperm der Samen oder in den Cotyledonen der Embryonen geltend.

Die im Vorstehenden in aller Kürze mitgetheilten Resultate über das Verhalten der Assimilationsprodukte der Pflanzen sind durch eine lange Reihe mikrochemischer, sowie quantitativ-chemischer Untersuchungen gewonnen worden. Mit Hülfe ähnlicher Methoden hat man aber auch das Verhalten der Reservestoffe bei der Keimung der Samen, bei der Knospenentwicklung der Holzpflanzen im Frühjahr und bei dem Austreiben der Knospen der Knollen etc. untersucht. Dabei hat sich wieder ergeben, dass

[1]) Bemerkt sei hier noch, dass die Chlorophyllkörper solcher Pflanzentheile, die zunächst dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt waren, alsbald (bei höherer Temperatur in wenigen Tagen) völlig von Assimilationsprodukten entleert erscheinen, wenn jene Pflanzentheile ins Dunkele gelangen. Die Stärkekörner gehen in Glycose über; diese letztere kann auch im Finstern für die Zwecke des Wachsthums Verwendung finden, aber dasselbe hört sehr bald gänzlich auf, weil kein neues stickstofffreies Material durch Assimilation erzeugt wird. (Man vergl. Sachs, Botan. Zeitung, 1864. No. 38).

die stickstofffreien Reservestoffe das Material zur Bildung grösserer oder geringerer Glycosemengen liefern, die in die wachsenden Pflanzentheile übergehen und für die Zwecke der Zellstoffbildung Verwendung finden. In dem Maasse, wie die Embryonen oder Knospen sich entwickeln, verschwinden die Reservestoffe aus den Reservestoffbehältern, so dass die Zellen derselben endlich fast völlig entleert erscheinen.

Sehr klar lassen sich die Vorgänge, welche mit dem Verbrauch von Reservestoffen Hand in Hand gehen, bei der genaueren Betrachtung des Keimungsprozesses der Samen übersehen.[1]

Wenn man z. B. den Keimungsprozess der Gramineensamen näher ins Auge fasst,[2] so verdient zunächst die Thatsache Beachtung, dass der Embryo mit einem besonderen Saugorgan (dem Scutellum) versehen ist, welches den Zweck hat, dem Keimling die im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffe zuzuführen. Bald nach Beginn der Keimung werden die Stärkekörner in den dem Scutellum am nächsten liegenden Endospermzellen corrodirt; es tritt Glycose im Endosperm auf, und indem diese mehr und mehr in den Embryo übergeht, macht der Auflösungsprozess der Inhaltsstoffe der Endospermzellen weitere Fortschritte. Die Glycose verbreitet sich in dem Parenchym des Embryo; sie geht in die jungen Blätter, sowie Wurzeln über, und während bestimmte Glycosemengen sofort für die Zwecke der Zellstoffbildung Verwendung finden, können gewisse Quantitäten derselben vorübergehend in Stärke umgewandelt werden, die natürlich schliesslich wieder aufgelöst wird.

Der Embryo der Dattelsamen ist wie derjenige der Gräser mit einem Saugorgan versehen.[3] Während das Scutellum der Gräser aber bei der Keimung der Samen nicht wächst, vergrössert sich das Saugorgan der Dattelembryonen bei der Keimung beträchtlich. Als wichtigster stickstofffreier Reservestoff der Samen von *Phoenix dactylifera* ist nicht Amylum, sondern Zellstoff, der in Form mächtig entwickelter Verdickungsschichten der Endospermzellen vorhanden ist, anzusehen. Dieser Zellstoff wird unter Vermittelung des Saugorgans aufgelöst und in Glycose übergeführt, welche letztere den wachsenden Theilen des Embryo zuströmt.

Die angeführten Thatsachen lassen schon erkennen, dass in den Embryonen der genannten Samen (und diesen analog verhalten sich diejenigen anderer Samen) bestimmte Stoffe (Fermente) vorhanden sein oder gebildet werden müssen, welche in die Zellen der Reservestoffbehälter übergehen und die Auflösung der Reservestoffe herbeiführen. Dasselbe haben auch

---

[1]) Die Literatur über die Keimung solcher Samen, welche reich an Kohlehydraten sind, habe ich im fünften Hauptabschnitte meiner Keimungsphysiologie zusammengestellt.

[2]) Angaben über die Keimungsgeschichte der Gräser findet man bei Sachs, Botan. Zeitung. 1862. pag. 145.

[3]) Angaben über die Keimung der Dattel findet man bei Sachs, Botan. Zeitung. 1862. pag. 241.

die Resultate der interessanten Untersuchungen van Tieghem's,[1]) sowie anderer Beobachter ergeben, wonach manche Embryonen sogar auf Amylumkörner, mit denen sie sich in Contact befinden, die aber nicht mehr in Pflanzenzellen eingeschlossen sind. lösend einwirken und die gebildeten Stoffe für die Zwecke ihres Wachsthums verwerthen. Wenn die Reservestoffe der Samen nicht im Endosperm, sondern in den Cotyledonen der Embryonen selbst aufgespeichert sind (*Pisum*, *Phaseolus* etc.), so ist die Gegenwart eines besonderen Saugorganes natürlich nicht erforderlich, um die plastischen Stoffe den sich entwickelnden Organen der Keimpflanzen zuzuführen.

Instructiv sind auch die Ergebnisse, zu denen man bei quantitativchemischen Untersuchungen der Samen einerseits und der Keimpflanzen andererseits gelangt ist. So liess Boussingault[2]) z. B. Maiskörner 20 Tage lang im Finstern keimen. Die Beobachtungsresultate sind in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestellt:

Mais.	Trockensubst. bei 110° C. Grm.	Amylum und Dextrin (?): Grm.	Glycose. Grm.	Fett. Grm.	Cellulose. Grm.	Stickstoffhaltige Stoffe. Grm.	Asche. Grm.	Unbestimmte Stoffe. Grm.
22 Körner . .	8,636	6,386	0,000	0,463	0,516	0,880	0,156	0,236
22 Keimpflanzen . . .	4,529	0,777	0,953	0,150	1,316	0,880	0,156	0,397
Differenz	— 4,107	— 5,609	+ 0,953	— 0,313	+ 0,800	0,000	0,000	+ 0,161

Zunächst ist von Wichtigkeit, dass die Maiskeimlinge, da sie sich im Finstern entwickelten, natürlich nicht assimiliren konnten. Deshalb ist auch der Trockensubstanzgehalt der Keimlinge viel geringer als derjenige der ruhenden Körner. Ferner ist aber vor allen Dingen dies Resultat für uns von Bedeutung, dass ein erheblicher Theil des Amylum in Folge der Keimung verschwand. Diese Stärkemenge ist zunächst in Glycose übergegangen. Ein Theil derselben hat sich in den Keimpflanzen angehäuft, während ein anderer Theil mit den stickstoffhaltigen Dissociationsprodukten der physiologischen Elemente in Wechselwirkung gerieth, und zur Neubildung von Proteïnstoffen Verwendung fand. Durch den fortdauernd zur Geltung kommenden Prozess der Selbstzersetzung der physiologischen Elemente des Plasma ist schliesslich das Material gewonnen worden, welches zur Bildung von Kohlensäure, Wasser und Zellstoff verbraucht wurde. In der That lassen die vorstehenden Zahlenangaben deutlich erkennen, dass die Keimpflanzen mehr Cellulose als die ausgelegten Körner enthielten.[3])[4])

§ 65. Das Verhalten der Fette. — Es dürften wol kaum voll-

[1]) Vergl. van Tieghem, Annal. d. sc. nat. Botanique, Ser. 5. T. 17. pag. 205.

[2]) Vergl. Boussingault, Compt. rend. T. 58. pag. 917.

[3]) Weitere Angaben über die in diesem Paragraphen berührten Verhältnisse findet man bei Sachs (Handbuch d. Experimentalphysiologie und Lehrbuch d. Botanik), Detmer (Keimungsphysiologie), H. de Vries (Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5, 6, 7 und 8), sowie Just (Annal. d. Oenologie. Bd. 3. H. 4).

[4]) Auf das Verhalten einiger Kohlehydrate komme ich weiter unten zurück.

kommen fettfreie Pflanzentheile existiren. Die Wurzeln, Stengel, Blätter sind aber meistens sehr fettarm. Ebenso enthalten viele Samen nur geringe Fettmengen, andere dagegen (Raps-, Mohn-, Ricinussamen) sehr bedeutende (30—50%). Auch das Fleisch einiger Früchte (z. B. von *Olea europaea*) ist sehr fettreich. Die Fette zeichnen sich durch hohen Kohlenstoff- und geringen Sauerstoffgehalt aus. Als nähere Bestandtheile der Fette sind zunächst Glyceride (wol meist Triglyceride) verschiedener Säuren, z. B. der Capronsäure, Myristinsäure, Stearinsäure, Oelsäure, Ricinölsäure etc. zu nennen. Neben Glyceriden enthalten die Pflanzenfette aber nachgewiesenermaassen häufig freie Fettsäuren.[1])

Die Fette entstehen in den Pflanzen, wie es scheint, nur sehr selten und ganz vereinzelt in Folge des Assimilationsprozesses. In der Regel sind sie als Stoffwechselprodukte aufzufassen. Bei dem Studium des Reifungsprozesses fettreicher Samen hat sich ergeben, dass Kohlehydrate in letzter Instanz das Material zur Fettbildung liefern.[2]) Die unreifen Samen sind reich an Amylum; aber in dem Maasse, wie die Entwicklung der Samen Fortschritte macht, häuft sich Fett im Gewebe derselben an, während die Stärke verschwindet. Bedenkt man, dass in dem in Rede stehenden Falle sauerstoffarme Verbindungen (Fette) aus sauerstoffreichen hervorgehen, und zieht man ferner in Erwägung, dass das Zustandekommen eines solchen Reductionsprozesses im chlorophyllfreien Gewebe der reifenden Samen nicht unter Sauerstoffabscheidung zu Stande kommen kann, so leuchtet ein, dass die sauerstoffreichen Verbindungen unter Kohlensäureentwicklung in Fette übergehen werden. Man hat sich, so meine ich, vorzustellen, dass die stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente diejenigen Atomgruppen repräsentiren, aus denen das Fett direkt hervorgeht, während die in den reifenden Samen vorhandenen Kohlehydrate den Fortgang des in Rede stehenden Prozesses in bekannter Weise ermöglichen.[3])

Es ist bereits an anderer Stelle betont worden, dass Kohlehydrate und Fette als physiologisch gleichwerthige Verbindungen angesehen werden müssen, und dieser Satz stützt sich zumal auf die Erfahrungen, welche man bei dem Studium des Keimungsprozesses fettreicher Samen gemacht hat. Es hat sich dabei nämlich ergeben, dass die Fette, ebenso wie Stärke oder andere Kohlehydrate, das Material zur Cellulosebildung liefern können. Die mikrochemischen Untersuchungen von Sachs[4]), ebenso die quantitativ-

---

[1]) Vergl. König, Versuchsstationen. Bd. 17. pag. 13. Der Gehalt des Fettes frischer aber ausgereifter Samen an freier Fettsäure ist nach Rechenberg (Journal f. prakt. Chemie, Bd. 24, pag. 512) ein nur unbedeutender. Das Fett unreifer oder gekeimter Samen ist reicher an freien Fettsäuren.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 8, pag. 429.

[3]) Man vergl. auch Nägeli's Angaben über die Fettbildung des *Penicillium*. Sitzungsber. der bayerischen Akadem. d. Wissensch. 1879, pag. 287.

[4]) Vergl. Sachs, Botan. Zeitung. 1859, pag. 177, u. 1863, pag. 57.

chemischen Arbeiten, welche Hellriegel, Peters und ich[1]) über den Keimungsprozess fettreicher Samen durchgeführt haben, lehren, dass das Fett in dem Maasse, wie die Evolution des Embryo fortschreitet, und die Zellstoffbildung in Folge dessen bedeutender wird, aus den Reservestoffbehältern verschwindet. Dabei macht sich die bemerkenswerthe Thatsache geltend, dass das Fett zunächst in Stärke oder Glycose (letzteres namentlich bei der Keimung der Samen von *Allium Cepa)* übergeht, während sich diese Kohlehydrate dann weiter in ganz ähnlicher Weise verhalten, wie dies im vorigen Paragraphen dargelegt worden ist. Auf Grund der Ergebnisse gewisser von Müntz[2]) durchgeführter Untersuchungen darf man heute annehmen, dass die Glyceride bei der Keimung unter Vermittelung von Fermenten in Glycerin und freie Fettsäuren gespalten werden. Ersteres geht wahrscheinlich in sogen. unbestimmte Stoffe über, während die freien Fettsäuren einem Oxydationsprozesse anheimfallen und das Material zur Entstehung von Kohlehydraten liefern. Dabei wird, da aus sauerstoffarmen Verbindungen (Fettsäuren) sauerstoffreiche Körper (Kohlehydrate) entstehen, sehr viel Sauerstoff verbraucht.

§ 66. Weitere plastische Stoffe. — Es ist nicht zu übersehen, dass neben den Kohlehydraten und Fetten noch anderweitige stickstofffreie Substanzen in den Pflanzen vorkommen, die als plastisches Material aufgefasst werden müssen. Zunächst möchte ich hier auf den Mannit ($C_6H_{14}O_6$) hinweisen, welche Verbindung im reinen Zustande farblose, seidenglänzende Nadeln darstellt, die einen süssen Geschmack besitzen und in Wasser leicht löslich sind. Der Mannit kommt in vielen Pilzen, aber auch in vielen höheren Pflanzen (Olivenbaum, Apfelbaum, Lärche etc.) vor, und aus den Resultaten einer Arbeit de Luca's[3]) scheint hervorzugehen, dass die in Rede stehende Substanz sich in den Gewächsen ganz ähnlich wie Amylum oder Glycose verhalten kann.

In gewissem Sinne können auch wol manche Glycoside des pflanzlichen Organismus, mögen dieselben stickstofffrei oder stickstoffhaltig sein, als plastisches Material angesehen werden. Für alle diese Verbindungen (Salicin, Populin, Phloridzin, Rubierythrinsäure, Digitalin, Solanin, Amygdalin, Myronsäure etc.) ist es nämlich charakteristisch, dass dieselben bei der Behandlung mit Säuren, sowie Fermenten in Traubenzucker und andere Körper zerfallen. Man hat einigen Grund zu glauben, dass die Glycoside im vegetabilischen Organismus unter bestimmten Umständen ebenfalls Glycose als Zersetzungsprodukt liefern, und wäre dies wirklich der Fall, so würde der gebildete Zucker unzweifelhaft als plastisches Material Verwendung finden können. In demselben Sinne wie die eigentlichen Glycoside dürfen auch wohl manche Gerbstoffe als plastisches Material gelten. In der Chinarinde kommt z. B. Chinagerbsäure neben Chinaroth vor. Wenn

[1]) Vergl. die Angaben in meiner Keimungsphysiologie. pag. 334.
[2]) Vergl. Müntz, Annl. de chim. et de phys. Ser. 4, T. 12, pag. 472.
[3]) Vergl. De Luca, Comtes rendus 1862. pag. 506.

man aber Chinagerbsäure mit Schwefelsäure behandelt, so bilden sich Zucker und Chinaroth. Es liegt die Vermuthung sehr nahe, dass die hier in Rede stehende Spaltung des Gerbstoffs ebenfalls in der lebenden Pflanze zu Stande kommen kann.

§ 67. Die Degradationsprodukte. — Bestimmte Stoffe des pflanzlichen Organismus können ganz unzweifelhaft als Degradationsprodukte, d. h. als solche Körper angesehen werden, welche aus organisirten Gebilden der Zellen entstanden sind, aber keine weitere Verwendung zur Bildung neuer organisirter Zellenbestandtheile finden. Zunächst ist hier auf das Lignin des Holzes hinzuweisen, dessen Entstehung aus dem Zellstoff der Membranen sowohl vom physiologischen als auch vom rein chemischen Standpunkte aus als sehr wahrscheinlich angesehen werden muss.[1]) Ebenso dürfen das Suberin des Korks, sowie das Cutin der Cuticula als Degradationsprodukte der Cellulose der Zellmembranen gelten, und es ist nicht minder wahrscheinlich, dass der Zellstoff ebenfalls das Material zur Entstehung des Wachses der Cuticula liefert.[2]) Als fernere Degradationsprodukte sind zu nennen: das Arabin, welches namentlich aus verschiedenen *Acacia*-Arten gewonnen wird, das Bassorin, ein Hauptbestandtheil des Traganthgummis einiger *Astragalus*-Species, die Gummiarten und Pflanzenschleime in den Epidermiszellen vieler Samen und Pericarpien,[3]) sowie die Pectinstoffe (Pectin), jene Körper, die mit Wasser Gallerten bilden, und unter Vermittelung von Fermenten aus der Pectose entstehen sollen.

§ 68. Die Nebenprodukte.[4]) — Wenn in den Pflanzen Dissociationsprozesse oder Decompositionsprozesse zur Geltung kommen, so entstehen neben den plastischen Stoffen, die für die Zwecke der Zellhaut- sowie Protoplasmabildung Verwendung finden können, noch eine Reihe anderweitiger Körper, welche nicht zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile dienen. Vor allen Dingen sind Kohlensäure, Wasser sowie Alkohol als Nebenprodukte des Stoffwechsels anzusehen. Ueberdies bilden sich aber in Folge der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma oder der Decomposition der stickstofffreien Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle noch manche andere Verbindungen, die hier für uns von Interesse sind, und es kommt, wie ich meine, ganz auf die specifische Natur der physiologischen Elemente der Zellen an, welche Stoffe eben entstehen.

Als Nebenprodukte des Stoffwechsels sehe ich an: Die ätherischen

---

[1]) Vergl. Sachsse, Die Chemie u. Physiologie der Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteïnsubstanzen. 1877, pag. 146.

[2]) Vergl. de Bary, Botan. Zeitung. 1871. pag. 614.

[3]) Uebrigens entstehen diese Körper, wie Frank (Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 5, pag. 161) gezeigt hat, nicht immer auf Kosten des Zellstoffes. Der sogen. Leinsamenschleim scheint z. B. aus Amylum hervorzugehen.

[4]) Abgesehen von den stickstofffreien existiren auch stickstoffhaltige Nebenprodukte des Stoffwechsels. Diese letzteren sollen neben den ersteren hier Erwähnung finden.

Oele (z. B. das Terpentinöl [$C_{10}H_{16}$], das ebenfalls sauerstofffreie Pomeranzenöl der Orangenschalen, das sauerstoffhaltige Zimmt-, Nelken- und Thymianöl, den gewöhnlichen Camphor [$C_{10}H_{16}O$]), die Harze, die Bitterstoffe, manche Farbstoffe (z. B. Blüthenfarbstoffe, den rothen Farbstoff des auf Brot, gekochten Speisen oder Milch lebenden *Micrococcus prodigiosus*, das Triphenylrosanilin des die Bildung der sogen. blauen Milch verursachenden *Bacterium Syncianeum*), die Alkaloide (Coniin [$C_8H_{15}N$], Nicotin [$C_{10}H_{14}N_2$], Morphin [$C_{17}H_{19}NO_3$], Chinin [$C_{20}H_{12}N_2O_2$], Strychnin [$C_{21}O_{22}N_2O_2$], Veratrin [$C_{32}H_{52}N_2O_8$], Atropin [$C_{17}H_{29}NO_3$]), die Glycoside, das stickstofffreie Salicin, Coniferin und Digitalin und das stickstoffhaltige Solanin sowie Amygdalin), die Gerbstoffe, die Pflanzensäuren (Oxal-, Aepfel-, Citronensäure etc.) und eine grosse Reihe anderweitiger Verbindungen.

Mit Bezug auf die Glykoside und Gerbstoffe ist allerdings noch einmal auf das im 66. Paragraphen Gesagte hinzuweisen, aber wenn man von der dort erwähnten Wichtigkeit der Zuckerbildung aus diesen Stoffen absieht, so sind dieselben unzweifelhaft als Nebenprodukte des Stoffwechsels aufzufassen. Dieser Ansicht ist eine um so grössere Berechtigung zuzuerkennen, als Sachs in seinen mehrfach citirten Abhandlungen über den Keimungsprocess hervorhebt, dass z. B. die in den Keimlingen neu entstehenden Gerbstoffe in denjenigen Zellen, in welchen sie zuerst auftreten, ruhig liegen bleiben und keine weitere Verwendung für die Zwecke des Wachsthums erfahren.

Von den Pflanzensäuren glaubte man früher (und namentlich hat Liebig diese Ansicht in seiner Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie vertreten), dass dieselben in Folge des Assimilationsprozesses entständen. Die in den Pflanzensäften in löslichen Verbindungen auftretenden organischen Säuren sollten demnach aus Kohlensäure sowie Wasser entstehen und weiterhin das Material zur Bildung anderweitiger Pflanzenstoffe (z. B. Zucker) liefern. Man stützte sich zur Begründung dieser Auffassung zumal auf die Thatsache, dass viele unreife Früchte, so lange dieselben noch grün sind, sehr sauer schmecken, während mit fortschreitender Reife der saure Geschmack einem süssen Platz macht.[1])

Dabei hat man aber völlig übersehen, dass der Chlorophyllgehalt unreifer Früchte meistens ein relativ nur geringfügiger ist, so dass also grade

---

[1]) In der That haben specielle Untersuchungen gezeigt, dass die reifenden Früchte (Birnen, Aepfel, Weinbeeren etc.) fortdauernd absolut reicher an Zucker werden. Mit Bezug auf den absoluten Gehalt reifender Früchte an titrirbarer Säure fand Pfeiffer (vergl. chem. Untersuchung. über das Reifen des Kernobstes, Inaugur.-Dissert. Jena 1875), dass derselbe bei Birnen und Aepfeln continuirlich bis gegen das allerletzte Reifestadium zunimmt, während der absolute Gehalt der Weinbeeren an titrirbarer Säure nach Neubauer (vergl. Ann. d. Oenologie, Bd. 4, pag. 490) bereits ziemlich frühzeitig sein Maximum erreicht, um dann abzunehmen. Uebrigens ist es sehr wohl denkbar, dass sich gewisse Mengen der ursprünglich in den Früchten vorhandenen titrirbaren Säuren früher oder später mit Basen zu unlöslichen Salzen verbinden und in Folge dessen nicht mehr leicht nachgewiesen werden können.

den Früchten keine besondere Bedeutung als Reductionsapparaten der Gewächse zuerkannt werden darf. Ueberdies stellte Müller-Thurgau[1]) kürzlich fest, dass Weinbeeren, wenn die Entwicklung derselben nicht unter normalen Verhältnissen, sondern im Finstern erfolgt, während die Stamm- und Blattgebilde der Reben natürlich dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt bleiben, ganz gut zur Reife kommen können. Der Zuckergehalt im Finstern erwachsener Weinbeeren ist nicht wesentlich verschieden von demjenigen solcher Früchte, die dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, eine Thatsache, die unmittelbar zu dem Schluss berechtigt, dass der geringe Chlorophyllgehalt der reifenden Weinbeeren keinen irgendwie erheblichen Einfluss auf die Glycoseanhäufung im Fruchtgewebe ausüben kann, und dass ferner die organischen Säuren das Material zur Zuckerbildung nicht liefern[2]) Die Glycose entsteht vielmehr, wie Müller-Thurgau speciell nachgewiesen hat, in dem hier in Rede stehenden Fall genau auf dieselbe Weise, wie dies sonst im vegetabilischen Organismus zu geschehen pflegt, d. h. es werden den reifenden Früchten erhebliche Stärkemengen aus den Assimilationsorganen der Pflanzen (zumal den Blättern) zugeführt, und diese gehen in Zucker über.

Die organischen Säuren entstehen in der Pflanze nicht durch Reductionsprozesse aus Kohlensäure sowie Wasser, wie man früher annahm, sondern auf ganz anderem Wege. Sie sind, wie z. B. die Oxalsäure, die in den Pflanzenzellen so sehr allgemein in Verbindung mit Kalk oder Kali vorkommt, als Oxydationsprodukte aufzufassen, welche wahrscheinlich aus den stickstofffreien Dissociationsprodukten der physiologischen Elemente unter Vermittlung des atmosphärischen Sauerstoffs hervorgehen, oder sie können als Dissociationsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle selbst angesehen werden. Dieses letztere gilt, wie A. Mayer[3]) wahrscheinlich gemacht hat, für die Isomere der Apfelsäure der Crassulaceen, aber ebenso für die Milch- und Buttersäure, die bei dem Zustandekommen der Milchsäure und Buttersäuregährung bei Sauerstoffabschluss unter Vermittelung niederer Organismen (Schizomyceten) entstehen.

Nach alle dem müssen die organischen Pflanzensäuren als Nebenprodukte des Stoffwechsels angesehen werden. Sie finden im Allgemeinen keine Verwendung zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile, und wir können mit Bezug auf ihre physiologische Function im Organismus vor allen Dingen dies hervorheben, dass sie im Stande sind, in die Pflanzen übergegangene salpetersaure und schwefelsaure Salze zu zersetzen. Diese Function der organischen Säuren ist, wie bereits an anderer Stelle hervor-

---

[1]) Vergl. Müller-Thurgau, Botan. Jahresb., herausgegeben v. Just. 5. Jahrg. pag. 715.

[2]) Höchstens können ganz geringe Zuckermengen aus den Pflanzensäuren durch Reductionsprocesse unter dem Einflusse des Lichtes entstehen. (Man vergl. die Darst. im 61. Paragraphen.)

[3]) Vergl. A. Mayer, Versuchsstationen, Bd. 21. pag. 331.

gehoben wurde, von erheblicher Bedeutung für die Bildung von Proteïnstoffen in den Gewächsen. Ferner verdient Beachtung, worauf zumal de Vries (landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 10) hingewiesen hat, dass durch die Entstehung schwer löslicher Verbindungen von Oxalsäure mit Kalk der Ueberfluss des von den Pflanzen oft in grossen Mengen aufgenommenen Kalkes in unschädliche Verbindungsformen übergeführt wird. Die in Wasser leicht löslichen Salze der Pflanzensäuren sind aber für das Zustandekommen der Turgorerscheinungen in den Zellen von grosser Wichtigkeit.[1])

Fünftes Kapitel.

Die Translocation plastischer Stoffe in den Pflanzen.

§ 69. Einleitende Bemerkungen. — a) Die Nothwendigkeit der Stoffbewegung in den Pflanzen. Wenn die Sporen der Kryptogamen in Berührung mit Wasser keimen, so bewegen sich die vorhandenen Reservestoffe nach dem fortwachsenden Ende der Keimschläuche hin. Sie erfahren hier Verwendung zur Zellstoffbildung, während der Raum der Sporen selbst allmählich entleert wird. Complicirter als in dem soeben erwähnten einfachen Falle gestalten sich die Verhältnisse schon, wenn wir die Stoffbewegung im Organismus eines höheren Pilzes, einer Moospflanze oder eines Farnprothalliums betrachten, denn hier muss das plastische Material sehr allgemein zunächst eine mehr oder minder grosse Anzahl von Zellen durchwandern, um an die Orte des Verbrauchs zu gelangen. Noch viel verwickeltere Erscheinungen lassen sich aber constatiren, wenn man die Translocation plastischer Stoffe in der aus der befruchteten Eizelle der Gefässkryptogamen hervorgehenden Pflanze oder im Organismus der entwickelten phanerogamen Gewächse ins Auge fasst. In diesen Fällen tritt die Nothwendigkeit der Stoffbewegung besonders deutlich hervor, denn die physiologische Arbeitstheilung im Organismus der höheren Pflanzen ist eine weitgehende geworden, und die Stoffe, die in einem Organ producirt worden sind, werden keineswegs ihrer Gesammtmasse nach in diesem Organ selbst verbraucht. Ich brauche zur Illustration des Gesagten wohl nur auf die Thatsache hinzuweisen, dass in den Blättern viel mehr Amylum

---

[1]) Uebrigens will ich bemerken, dass die Degradationsprodukte sowie die Nebenprodukte des Stoffwechsels, wenn sie gleich keine Verwendung zur Bildung organisirter Zellenbestandtheile erfahren, doch sehr allgemein wichtige physiologische Functionen im pflanzlichen Organismus zu erfüllen haben. So bedingt das Lignin vor allen Dingen die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Holzes, welche für die Wasserleitung in den Gewächsen eine so grosse Bedeutung besitzen. Die Schleim- und Gummimassen der Samen sind für den Quellungsprozess derselben von Wichtigkeit. Die ätherischen Oele dienen dazu, Insekten, welche die Befruchtungsvorgänge in den Blüthen vermitteln, anzulocken. Ueber die physiologische Bedeutung mancher Bestandtheile der Harze und Milchsäfte vergl. man auch H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 10.

erzeugt wird, als für das Wachsthum der Assimilationsorgane selbst erforderlich ist. Der Ueberschuss der Stärke verharrt aber nicht in den Blättern, sondern er wandert in die Stengeltheile und Wurzeln etc., um in diesen Organen für die Zwecke des Wachsthums verbraucht, oder abgelagert zu werden. Wäre die Möglichkeit der erwähnten Translocation plastischer Stoffe aus den Blättern in die Wurzeln oder in andere Pflanzentheile, welche nicht selbst assimilatorisch thätig sind, nicht gegeben, so könnten sich dieselben natürlich überhaupt gar nicht ausbilden.

b) Die Richtung, in welcher sich die plastischen Stoffe in den Pflanzen bewegen. Das plastische Material kann sich im vegetabilischen Organismus, wie schon Sachs[1]) hervorgehoben hat, 1. vom Entstehungs- zum Verbrauchsorte, 2. vom Entstehungs- zum Ablagerungsorte, 3. vom Ablagerungs- zum Verbrauchsorte bewegen. Dabei kann ein und derselbe Körper die verschiedenartigsten Richtungen einschlagen, d. h. er kann in den Pflanzen von oben nach unten, von unten nach oben oder in horizontaler Richtung wandern.

Die Wurzelentwicklung kann allein stattfinden, wenn grosse Mengen plastischer Stoffe aus den Blättern in den Stamm übergehen und sich in diesem nach abwärts bewegen. Diese Bewegungsrichtung behält ebenso noch ein erheblicher Antheil des plastischen Materials in der Hauptwurzel bei, während andere Stoffmengen, diejenigen nämlich, welche in die Seitenwurzeln übergehen, in mehr oder minder horizontaler Richtung translocirt werden. Die stickstofffreien und stickstoffhaltigen Verbindungen, welche, nachdem sie gewisse Metamorphosen erlitten haben, in den unterirdischen Reservestoffbehältern (Wurzeln, Knollen, Zwiebeln etc.) zur Ablagerung gelangen, bewegen sich von oben nach unten, während die Substanzen, die zur Anfüllung der Zellen der Reservestoffbehälter der Samen und Früchte dienen, in vielen Fällen im Gegentheil von unten nach oben wandern. Sehr allgemein tritt in den Pflanzen eine nach aufwärts und abwärts gerichtete Bewegung plastischer Stoffe gleichzeitig hervor, und ein solches Verhältniss lässt sich z. B. in klarer Weise bei der Entwicklung des Embryo der Samen auf Kosten der im Endosperm oder in den Cotyledonen aufgespeicherten Reservestoffe verfolgen, denn gewisse Quantitäten plastischen Materials wandern aus den Reservestoffbehältern nach abwärts in die Wurzeln, während andere Mengen stickstofffreier und stickstoffhaltiger Substanzen in Folge einer nach aufwärts gerichteten Bewegung in die sich ausbildenden Stengeltheile eintreten.

Die vorstehenden Auseinandersetzungen lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass es mit dem heutigen Standpunkte der Pflanzenphysiologie nicht mehr verträglich ist, von einem in den Pflanzen sich ausschliesslich nach abwärts bewegenden Bildungssaft zu sprechen. Früher hat man allerdings häufig an einer derartigen Anschauung festgehalten, und noch de

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie. pag. 376.

Candolle[1]) ist, wie wohl behauptet werden darf, in der älteren Auffassung befangen.

§ 70. Die Gewebeformen, in denen die Translocation plastischer Stoffe erfolgt. — Die ersten eingehenden experimentellen Untersuchungen über die in diesem Paragraphen zu behandelnden Fragen sind von Hanstein[2]) durchgeführt worden. Dieser Forscher benutzte zunächst die Zweige verschiedener dicotyler Pflanzen zu seinen Beobachtungen und brachte sogen. Ringelschnitte an denselben an, indem er das Rindengewebe, den Bast und das Cambium rings im Umfange am unteren Theile der Zweige an einer Stelle entfernte. Wenn bei derartigen Experimenten z. B. Weidenzweige oder überhaupt solche Zweige benutzt werden, deren Mark frei von Gefässbündeln oder Bastelementen ist, so bilden sich aus den vorhandenen Wurzelanlagen oberhalb der Ringelung viele, unterhalb derselben keine oder sehr wenige Wurzeln aus.[3]) Zu ganz anderen Resultaten führt der Versuch, wenn man mit solchen Pflanzen (*Piper medium, Mirabilis Jalappa*) experimentirt, in deren Mark Gefässbündel verlaufen, oder wenn man mit den Stämmen monocotyler Gewächse arbeitet. In diesen Fällen erfolgt nämlich auch unterhalb der Ringelung eine nicht unerhebliche Wurzelbildung. Besonderes Interesse verdienen endlich die Beobachtungen an solchen Pflanzen, bei denen auf der Innenseite der Gefässbündel Weichbastelemente vorhanden sind, deren Mark selbst aber keine Gefässbündel führt. Derartiges ist z. B. bei *Nerium Oleander, Vinca minor* sowie *Solanum Dulcamara* der Fall, und nach erfolgter Ringelung bilden sich die Wurzeln bei diesen Gewächsen ebenfalls unterhalb der Ringelung aus. Hanstein spricht sich nun auf Grund der Resultate seiner Untersuchungen dahin aus, dass die Weichbastelemente, mögen dieselben in den Pflanzen an diesen oder jenen Orten vorkommen, allein für die Translocation plastischer Stoffe von Bedeutung seien. Das Parenchym soll dagegen nach der Anschauung des genannten Beobachters keine Bedeutung für die Wanderung des Bildungsmaterials in den Gewächsen besitzen.

Diese Anschauung ist aber unzweifelhaft als eine unzulängliche anzusehen, denn wie schon Sachs[4]) richtig hervorgehoben hat, müssten die Weichbastelemente, wenn sie die Translocation der plastischen Stoffe allein zu besorgen hätten, stickstoffhaltige sowie stickstofffreie organische Körper in reichlichen Quantitäten führen, da die Pflanzen beider Gruppen dieser Substanzen für eine normale Entwicklung bedürfen. Die weiteren Untersuchungen über die hier in Rede stehenden Verhältnisse haben nun zu dem Resultate geführt, dass die Weichbastelemente zwar sehr erhebliche Pro-

---

[1]) Vergl. de Candolle, Physiologie végétale 1832. Bd. 1. pag. 421. Vergl. auch die deutsche Uebersetzung des citirten Werkes v. Röper. Bd. 1. pag. 419.

[2]) Vergl. Hanstein, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 2.

[3]) Je länger das sich unterhalb des Ringelschnitts befindende Stengelstück ist, um so kräftiger entwickeln sich die Wurzeln an demselben.

[4]) Vergl. Sachs, Flora 1863. pag. 33.

teInstoffmengen enthalten, aber sehr arm an stickstofffreien Verbindungen sind. Daher müssen sich an dem Vorgange der Translocation plastischer Stoffe, abgesehen von dem Weichbaste noch anderweitige Gewebeformen betheiligen, und als solche sind vor allem die verschiedenen parenchymatischen Gewebe anzusehen, die, wie leicht constatirt werden kann, thatsächlich grosse Mengen von Stärke, Glycose etc. führen. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Andeutungen gelingt es leicht, die Ergebnisse der Untersuchungen Hanstein's richtig zu deuten. Ich will hier aber nicht näher auf die Resultate der erwähnten Ringelungsversuche eingehen, sondern sogleich darzulegen versuchen, welche Anschauungen heute über die Function der einzelnen Gewebeformen der Pflanzen bei der Translocation plastischer Stoffe im vegetabilischen Organismus geltend gemacht werden können. Dabei stütze ich mich weniger auf die Resultate, zu denen die Ringelungsversuche geführt haben, sondern fasse nach dem Vorgange von Sachs vor allem die Beobachtungen über das Vorkommen der verschiedenen Bildungsstoffe in den einzelnen Gewebeformen selbst ins Auge, ein Verfahren, welches sicher als ein berechtigtes angesehen werden muss.

1. Die Weichbastelemente. Die Weichbastelemente führen einen eiweissreichen Schleim und vor allem sind die Siebröhren reich daran. Nach den neuesten Untersuchungen von Wilhelm[1]) ist das Innere der Siebröhren von einem körnigen, protoplasmatischen Hüllschlauch ausgekleidet. Die Hüllschläuche der einzelnen Glieder der Siebröhren stehen, indem sie die Poren der Siebplatten durchsetzen, miteinander in Verbindung und umschliessen den erwähnten Schleim. Da derselbe sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, in den Siebröhren bewegen kann, so dürfen diese Organe unzweifelhaft als solche, denen eine Bedeutung für die Stoffwanderung in der Pflanze zukommt, betrachtet werden.[2])[3]) Neben den Eiweissstoffen begegnet man in den Siebröhren, wie vor allem Briosi[4]) gezeigt hat, häufig grösseren oder geringeren Amylummengen. Es ist dem genannten Forscher gelungen, die Stärkekörner unter Anwendung künstlichen Druckes durch die Poren der Siebplatten aus einem Siebröhrengliede in ein anderes zu pressen, und da das Zustandekommen analoger Erscheinungen in den lebenden Pflanzen nicht ausgeschlossen ist, so werden die Siebröhren mancher Gewächse nicht allein von Wichtigkeit für die Translocation stickstoffhaltiger, sondern ebenso für diejenige stickstofffreier

---

[1]) Vergl. Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen. Leipzig 1880.

[2]) Nach Hartig (vergl. botan. Zeitung, 1862, pag. 75 u. 86), soll der Bast die plastischen Stoffe allein nach abwärts, das Holz soll dieselben dagegen allein nach aufwärts leiten. Diese Ansicht ist aber unrichtig, denn thatsächlich bewegen sich plastische Stoffe im Bast sowohl nach abwärts als auch nach aufwärts.

[3]) Es sei noch bemerkt, dass der eiweissreiche Schleim der Weichbastelemente eine alkalische Reaction besitzt, während der Saft aus den Zellen des Parenchyms sauer reagirt. Vergl. Sachs, Botan. Zeitung, 1862, No. 33.

[4]) Vergl. Briosi, Botan. Zeitung 1873. pag. 303.

Verbindungen sein. Man darf aber diesem letzteren Verhältnisse keine zu allgemeine Bedeutung beimessen, denn Wilhelm hat in seiner soeben citirten Abhandlung besonders darauf hingewiesen, dass z. B. die Siebröhren von *Cucurbita Pepo* überhaupt keine Amylumkörner führen, und dass die Stärkekörner in den Siebröhren von *Vitis* entschieden viel zu gross sind, um die Poren der Siebplatten als solche passiren zu können.

2. Das Parenchym des Grundgewebes. Während die Weichbastelemente vor allen Dingen die Fortleitung von Eiweissstoffen in den Pflanzen zu besorgen haben, ist das Parenchym des Grundgewebes unzweifelhaft in erster Linie von Bedeutung für die Translocation stickstofffreier Verbindungen im vegetabilischen Organismus. Die erheblichen Amylum- sowie Glycosemengen, denen man in dem aus ausgewachsenen Zellen bestehenden Parenchym des Grundgewebes begegnet, sind ganz sicher als Substanzen, die sich auf der Wanderung befinden, zu betrachten. Sie strömen den wachsenden Pflanzentheilen aus den Assimilationsorganen oder den Reservestoffbehältern zu und werden im Parenchym in eigenthümlicher Weise fortbewegt, worauf ich im nächsten Paragraphen zurückkomme. Uebrigens darf man sich nicht vorstellen, dass sämmtliche Gewebeformen des Grundgewebes dieselbe Bedeutung für die Translocation stickstofffreier Körper besitzen. Vielmehr treten im Mark- sowie Rindenparenchym nur dann grössere Quantitäten derselben auf, wenn erhebliche Amylum oder Glycosemengen in den der Stoffwanderung dienenden Organen der Pflanzen vorhanden sind. Dagegen ist vor allem das Parenchym, welches die Gefässbündel unmittelbar umgiebt (entweder die einzelnen Bündel, wie z. B. beim Mais, oder das gesammte System der Fibrovasalstränge wie z. B. bei *Phaseolus*) von Wichtigkeit für die Bewegung stickstofffreier Körper, und man redet daher von einer Stärkescheide[1]) und einer Zuckerscheide.[2])

Mehr, als dies seither geschehcn ist, muss darauf Gewicht gelegt werden, dass das Parenchym nicht allein zur Fortleitung stickstofffreier Körper dient, sondern dass dasselbe ebenso nicht ohne Bedeutung für die Translocation stickstoffhaltiger Körper erscheint. Es muss hier vor allem daran erinnert werden, dass die lebendigen Eiweissmoleküle des Plasma in den in Lebensthätigkeit begriffenen Zellen unter allen Umständen in Amidosäuren und Säureamide sowie stickstofffreie Körper zerfallen, und dass dem Asparagin etc. thatsächlich die Fähigkeit zukommt, aus einer Pflanzenzelle in andere überzugehen. Jenes in allen Pflanzenzellen unter normalen Verhältnissen zu Stande kommende Spiel der Zersetzung und der Neubildung der Eiweissstoffe deutet mit Sicherheit darauf hin, dass nicht allein den Weichbastelementen, sondern dass ebenso dem Parenchym eine Bedeutung

---

[1]) Vergl. Sachs, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 3. pag. 196.

[2]) Vergl. H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 8. pag. 447. Die Function der Zuckerscheide lässt sich insbesondere genau verfolgen, wenn man die Stiele der Rübenblätter als Untersuchungsobjecte verwendet.

für die Translocation stickstoffhaltigen Materials zukommt, und in vielen Fällen mag das letztere sogar eine sehr hervorragende Rolle bei dem Zustandekommen der in Rede stehenden Prozesse spielen.

3. Die Milchsaftbehälter. Die Milchsaftbehälter treten in den Pflanzen entweder als Schläuche, d. h. als Zellen von geringer Grösse *(Sambucus, Isonandra)*, als vielfach verzweigte, sehr lange Zellen (Euphorbiaceen, Asclepiadeen, Urticaceen) oder als Milchsaftgefässe (Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen) auf. Hier beanspruchen in erster Linie die beiden zuletzt genannten Formen der Milchsaftbehälter unser Interesse, denn der Umstand, dass sie die Orte der Bildung plastischen Materials mit denjenigen des Verbrauchs oder der Ablagerung desselben in Communication setzen, sowie der fernere Umstand, dass die Milchsaftbehälter stickstoffhaltige und stickstofffreie plastische Körper als Inhaltsstoffe führen,[1]) lassen über die Bedeutung der in Rede stehenden Gebilde für die Stoffwanderung in den Gewächsen von vorn herein kaum einen Zweifel bestehen.[2])

4. Das Holz. Nach den Untersuchungen von Sanio führen die Zellen des Holzkörpers mancher Pflanzen im Winter Stärke. Die Stärke oder andere Substanzen (z. B. Rohrzucker) wandern vor der Ruheperiode in das Holz ein, und sie gehen demselben im Frühjahr, wenn die Knospen der Pflanzen sich entfalten, wieder verloren. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse sowie der Ergebnisse gewisser Untersuchungen Hartig's[3]) hat schon Sachs mit vollem Recht darauf hingewiesen, dass das Holz als eine Gewebeform betrachtet werden muss, die nicht ohne Bedeutung für die Wanderung plastischer Stoffe in den Gewächsen erscheint.

§ 71. Die Kräfte, welche die Translocation plastischer Stoffe vermitteln. a) Allgemeines. In den Pflanzen sind mannigfaltige Kräfte thätig, um die Bewegung des plastischen Materials herbeizuführen. Diese Kräfte bewirken in vielen Fällen eine Massenbewegung der Bildungsstoffe, aber es würde dennoch die Vorstellung völlig unrichtig sein, als werde der Bildungssaft seiner Gesammtmasse nach in einer geschlossenen Strombahn in den Pflanzen, wie etwa das Blut im thierischen Organismus, fortgeführt. Dass eine solche Anschauung in der That als unhaltbar erscheinen muss, wird sofort klar, wenn man sich z. B. daran erinnert, dass dem Parenchym eine grosse Bedeutung bei der Translocation plastischer Stoffe in den Gewächsen zukommt, denn der Uebertritt eines Körpers aus einer allseitig geschlossenen Zelle in andere wird, wie von vornherein klar ist, vor allem durch Molekularbewegungen der Theilchen der plastischen Stoffe vermittelt, wodurch wenigstens das unmittelbare Zustandekommen von Massenbewegungen ausgeschlossen bleibt.

---

[1]) Vergl. die Angaben von Weiss u. Wiesner, Botan. Zeitung 1862, pag. 125.

[2]) Specielleres über die Bedeutung der Milchsaftbehälter als Leitungsbahnen für plastische Stoffe vergl. bei Schullerus (Abhandlungen des botan. Vereins der Provinz Brandenburg, Bd. 24). Daselbst siehe auch die Literatur.

[3]) Vergl. Hartig, Botan. Zeitung 1858. pag. 338.

Versuchen wir es, uns eine genauere Vorstellung über die Natur derjenigen Kräfte zu bilden, welche die Wanderung plastischer Stoffe in den Pflanzen vermitteln, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass das Bildungsmaterial im Organismus der Thallophyten und Muscineen in allererster Linie auf osmotischem Wege translocirt wird. Aehnliches gilt auch, wie ich dies schon in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen darzulegen versucht habe, für die jungen Keimpflanzen der höheren Gewächse.[1]) In allen diesen Fällen tragen solche Kräfte, welche eine Massenbewegung plastischer Stoffe herbeiführen, wenig zur Fortleitung derselben in den Pflanzen bei, während dagegen derartige Kräfte in dem entwickelteren Organismus der höheren Pflanzen eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen.

b) Die Massenbewegung plastischer Stoffe. Das Zustandekommen von Massenbewegungen plastischer Stoffe im vegetabilischen Organismus lässt sich vor allem bei genauerer Betrachtung des Verhaltens der Inhaltsstoffe der Siebröhren sowie der Milchsaftbehälter verfolgen. Durchschneidet man die Stengeltheile geeigneter Untersuchungsobjecte, so quillt der proteïnstoffreiche Schleim der Siebröhren, resp. der Milchsaft aus der Wundfläche hervor, und das Ergebniss dieses einfachen Experimentes beweist wohl unzweideutig, dass auch im unversehrten Organismus Kräfte zur Geltung kommen müssen, welche die erwähnten Flüssigkeiten in Bewegung zu versetzen im Stande sind. In der That kann a priori behauptet werden, dass der Schleim der Siebröhren sowie der Milchsaft in Folge von Krümmungen, welche die Pflanzentheile unter dem Einflusse der bewegten Luft erfahren, durch Temperaturverhältnisse und vor allem durch die eigenthümlichen Gewebespannungsphänomene in ihrer Gesammtmasse in den Pflanzen Massenbewegungen unterliegen. Mit Bezug auf die Bedeutung der Gewebespannung für die Stoffwanderung in den Gewächsen ist namentlich von Wichtigkeit, dass die erstere in Folge der Wasseraufnahme sowie der Transpirationsverhältnisse der Pflanzen wesentliche Schwankungen in ihrer Intensität erfährt, und dass sie in Folge der eigenthümlichen Organisation der Gewächse keine gleichmässige Vertheilung über den ganzen Pflanzenkörper zeigt. Die jüngsten, im lebhaftesten Wachsthum begriffenen Gewebepartieen der Pflanzen sind spannungslos, während die Intensität der Spannung in den älteren Gewebemassen mehr und mehr zunimmt. Der Inhalt der Siebröhren und Milchsaftbehälter dieser letzteren steht somit unter einem nicht unerheblichen Druck, welcher seinerseits eine Translocation des vorhandenen plastischen Materials nach den spannungslosen Regionen der Pflanzentheile hin vermitteln muss.[2])

Schliesslich sei hier noch erwähnt, dass auch die in den Zellen des

[1]) Vergl. Detmer, Vergleichende Physiologie d. Keimungsprozesses der Samen. 1880. pag. 345.

[2]) Vergl. Sachs, Handbuch der Pflanzenphysiologie, pag. 392 und Kraus, Botan. Zeitung 1867.

Parenchyms in gelöster Form vorhandenen plastischen Stoffe unter Umständen Massenbewegungen im pflanzlichen Organismus erfahren können. Wenn diese Zellen nämlich in den Zustand sehr bedeutenden Turgors gerathen, so liegt offenbar die Möglichkeit vor, dass plastisches Material unter Vermittelung der auf bekannte Weise zu Stande kommenden Druckkräfte aus einer Zelle in eine andere übergeht. Auch Gewebespannungsverhältnisse können Massenbewegungen plastischer Stoffe im Parenchymgewebe herbeiführen.

c) Die Molekularbewegung plastischer Stoffe. Die in den Siebröhren sowie den Milchsaftbehältern vorhandenen plastischen Stoffe werden zwar in erster Linie unter Vermittelung solcher Kräfte, die eine Massenbewegung derselben bedingen, translocirt, aber es muss dennoch hervorgehoben werden, dass Molekularbewegungen ihrer Theilchen für ihre Translocation nicht als völlig bedeutungslos erscheinen. Wenn die Concentration der Milchsäfte oder des Inhaltes der Siebröhren durch irgend welche Verhältnisse Störungen erlitten hat, so müssen Diffusionsströmungen in den erwähnten Flüssigkeiten zur Geltung kommen, es müssen also Phänomene hervortreten, als deren Erfolg Stoffbewegungen anzusehen sind, und als deren Ursachen Molekularbewegungen der Theilchen der plastischen Stoffe selbst betrachtet werden müssen.

Den Molekularbewegungen der plastischen Stoffe ist aber vor allem eine sehr grosse Bedeutung beizumessen, wenn es sich darum handelt, die Ursachen der Stoffbewegungen im Parenchym festzustellen, denn das Bildungsmaterial geht in diesem Falle in erster Linie auf osmotischem Wege aus einer allseitig geschlossenen Zelle in andere über.

Früher hat man bei der Behandlung der hier speciell zu beleuchtenden Fragen fast ausschliesslich Rücksicht auf die Permeabilität der Cellulosemembranen der Zellen für die vorhandenen plastischen Inhaltsstoffe derselben genommen, während es heute als unerlässlich erscheint, daneben ebenso das eigenthümliche Verhalten der Hautschicht des Plasma bei dem Zustandekommen osmotischer Vorgänge mit in den Kreis der Betrachtung hereinzuziehen. Es erwächst daraus die absolut nothwendige, nicht von der Hand zu weisende Forderung, dass nur solche plastische Stoffe auf osmotischem Wege aus einer geschlossenen lebensthätigen Zelle in benachbarte Zellen überzugehen vermögen, welche im Stande sind, sowohl das Hyaloplasma als auch die Cellulosemembran der Zellen zu passiren.

Ueber das eigenthümliche Verhalten des Hyaloplasma sowie der Cellulosemembran der Pflanzenzellen bei dem Zustandekommen osmotischer Prozesse habe ich mich bereits in § 30 ausgesprochen. Hier sei zunächst hervorgehoben, dass die Translocation stickstoffhaltiger plastischer Stoffe im Parenchym in relativ einfacher Weise zu Stande kommt, denn obgleich die Proteïnstoffe als solche, mögen sie in wässeriger, alkalischer oder saurer Lösung vorhanden sein, nach meinen Untersuchungen nicht im Stande sind, von Zelle

zu Zelle zu wandern[1]), weil sie weder das Hyaloplasma noch die Zellmembran zu passiren vermögen, so sind doch die in Folge der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma entstandenen Säureamide und Amidosäuren translocationsfähig.[2])

Mit Bezug auf die Wanderung stickstofffreier plastischer Stoffe im Parenchym beansprucht vor allem das Verhalten der Kohlehydrate unser Interesse. Die Bewegung der in Rede stehenden Stoffe in dem vegetabilischen Organismus macht sich in auffälligster Weise bei dem Verlaufe des Keimungsprozesses sowie bei der Ausbildung der Früchte geltend, und es ist gewiss als eine beachtenswerthe Thatsache anzusehen, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle reichliche Stärkemengen in den die plastischen Stoffe leitenden Parenchymgeweben auftreten.

Es ist von vornherein klar, dass die Stärkekörner als solide Gebilde nicht im Stande sind, aus einer geschlossenen Zelle in benachbarte Zellen überzugehen. Aber die Ergebnisse meiner Untersuchungen sowie diejenigen anderer Beobachter haben auch zu dem Resultat geführt, dass gewissen leicht in Wasser löslichen Kohlehydraten, die thatsächlich in Pflanzengeweben vorkommen (Rohrzucker, Glycose etc.) ebensowenig die Fähigkeit zukommt, auf osmotischem Wege aus einer lebensthätigen Zelle in andere Zellen zu wandern.[3]) Diese Erscheinung findet ihre Erklärung in dem Unvermögen der genannten Körper, das Hyaloplasma zu passiren, und es lässt sich in der That leicht zeigen, wie das bereits an anderer Stelle hervorgehoben worden ist, dass z. B. zuckerreiche Früchte oder Keimpflanzen, die unter Wasser gebracht sind, keine Glycose an dasselbe abgeben.

Nach alledem werden wir zu der Annahme gedrängt, dass aus jenen stickstofffreien Stoffen, die in den Pflanzen translocirt werden sollen, eine Substanz entsteht, über deren chemische Natur wir nicht unterrichtet sind, welcher aber nothwendigerweise die Fähigkeit zukommen muss, die Cellulosemembran sowie das Hyaloplasma passiren zu können. Es ist höchst wahrscheinlich, dass das Amylum, welches translocirt werden soll, zunächst unter Vermittelung der Diastase das Material zur Bildung von Glycose liefert. Diese letztere geht dann in jene Substanz unbekannter Natur, welche für das Zustandekommen des Translocationsprozesses stickstofffreier Verbindungen unentbehrlich ist, über, und sie kann nach ihrem Uebertritt aus einer Zelle in andere aufs Neue zur Bildung von Glycose oder Stärke

---

[1]) Vergl. Detmer, Wollny's Forschungen. Bd. 2. Heft 3.

[2]) Es sei hier erwähnt, dass nach dem Gesagten auch die Eiweissstoffe, welche z. B. in den Siebröhren translocirt worden sind, natürlich nicht als solche in benachbarte Zellen übertreten können. Man hat sich daher vorzustellen, dass die Säureamide sowie Amidosäuren, die in Folge der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasmas des Hüllschlauchs der Siebröhren entstehen, die Translocation der stickstoffhaltigen Körper vermitteln, während die Proteïnstoffe des von dem Hüllschlauche umschlossenen Schleimes zur Erzeugung neuer physiologischer Elemente des ersteren in Anspruch genommen werden.

[3]) Vergl. Detmer, Journal f. Landwirthschaft. 1879. pag. 381.

Verwendung finden. Somit erklärt sich das Auftreten transitorischer Stärkekörner und Glycosemengen in den leitenden Partieen des Parenchym, trotzdem die genannten Körper nicht im Stande sind, als solche von Zelle zu Zelle zu wandern, wenn man nur daran festhält, dass die Substanz unbekannter Natur, die für das Zustandekommen der Translocation der Kohlehydrate durchaus unentbehrlich ist, nach erfolgter Bewegung aus einer Zelle in andere, aufs Neue das Material zur Stärke- oder Glycosebildung liefern kann, und wenn man ferner von der Vorstellung ausgeht, dass der Verbrauch der Kohlehydrate in den leitenden Gewebepartieen in geringerem Maasse erfolgt, als dieselben dem Parenchymgewebe zugeführt werden.

Es ist sehr beachtenswerth, dass die Entstehung transitorischer Stärkekörner — und die Bildung von Amylumkörnern in nicht assimilirenden Pflanzentheilen überhaupt — keineswegs an beliebigen Stellen des Plasma der Zellen erfolgen kann. Die Untersuchungen von Schimper[1]) haben vielmehr ergeben, dass im Plasma eigenthümliche lichtbrechende Körperchen von gewöhnlich kugeliger oder spindelförmiger Gestalt auftreten, und dass die Stärkebildung allein in diesen protoplasmatischen Gebilden zu Stande kommt. Diese „Stärkebildner" sind den Chlorophyllkörnern sehr ähnlich gebaut; sie unterscheiden sich aber natürlich insofern wesentlich von diesen letzteren, als sie keinen grünen Farbstoff führen. Die Entstehung des Amylums in den Stärkebildnern ist daher nur auf Kosten bereits vorhandenen organischen Materials möglich. Sehr wahrscheinlich dürfte es übrigens sein, dass die organische Substanz, welche einerseits in den Chlorophyllkörnern und ebenso andererseits in den Stärkebildnern zur Amylumbildung Verwendung findet, dieselbe Natur besitzt. In den Chlorophyllkörnern wird dieses organische Material aber durch Assimilation producirt, während dasselbe den Stärkebildnern zugeführt werden muss. Ferner ist es sehr wohl möglich, dass der stickstofffreie organische Körper (Glycose), welcher in den grünen Zellen durch Assimilation, in den chlorophyllfreien Zellen aber in Folge von Stoffwechselprozessen entsteht, nicht direkt in Amylum übergeht, sondern dass er zunächst zu einem Bestandtheil der plasmatischen Substanz der Chlorophyllkörper oder der Stärkebildner wird. Das Amylum wäre demnach als ein Spaltungsproduct der physiologischen Elemente dieser letzteren anzusehen. Es sei hier noch bemerkt, dass die meisten Stärkebildner nach Schimper's Untersuchungen durch einen Ergrünungsprozess in Chlorophyllkörner übergehen können[2]) und dass viele Chlorophyllkörper neben ihrer assimilatorischen Thätigkeit auch die Function der Stärkebildner zu übernehmen vermögen, also im Stande sind,

[1]) Vergl. Schimper, Botan. Zeitung 1880. No. 52.

[2]) Einige Stärkebildner, sogar wenn dieselben ihre ganze Entwicklung im Licht durchmachen, sind nicht im Stande, sich in Chlorophyllkörner umzuwandeln. Derartig verhalten sich z. B. die Stärkebildner in den Epidermiszellen von *Philodendron* und *Phajus*.

nicht nur auf Kosten selbst erzeugten, sondern ebenso auf Kosten bereits vorhandenen, in der Pflanze auf der Wanderung befindlichen organischen Materials Amylumkörner zu erzeugen.

Während in allen Zellen des Parenchyms, welches zwischen den Entstehungs-, Ablagerungs- und Verbrauchsorten plastischer Stoffe vorhanden ist, und welchem daher in erster Linie eine Bedeutung bei dem Prozesse der Stoffwanderung zukommt, mehr oder minder reichliche Quantitäten transitorischer Stärke oder Glycose nicht fehlen, sind diese Stoffe niemals in den allerjüngsten, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen der Vegetationspunkte oder des Cambium nachzuweisen.

Dies Phänomen, welches allerdings auf den ersten Blick schwer verständlich erscheint, kommt, wovon man sich bei einiger Ueberlegung leicht überzeugen wird, dadurch zu Stande, dass der Verbrauch plastischen Materials in den Zellen der Vegetationspunkte und des Cambium ein sehr erheblicher ist. Die Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma erfolgt in diesen Zellen unzweifelhaft mit grosser Energie, sodass das zuströmende stickstofffreie Material in erheblichen Quantitäten für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration in Anspruch genommen wird und sich in Folge dessen nicht in Form transitorischer Stärke oder Glykose anhäufen kann.

Im Anschluss an das Gesagte erscheint es nothwendig, der Frage unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden, welche Grundursachen die fortdauernd zur Geltung kommende Bewegung der in den Parenchymgeweben der Pflanzen vorhandenen plastischen Stoffe veranlassen. Bei der Beantwortung dieser Frage müssen wir vor allem davon ausgehen, dass in den lebensthätigen Zellen der Pflanzen fortwährend ein Verbrauch plastischen Materials erfolgt, sei es, dass bestimmte Stoffe zur Ablagerung in Reservestoffbehältern gelangen, sei es, dass sie für die Zwecke der Proteïnstoffregeneration Verwendung finden. Somit ist klar, dass das Material, welches die Wanderung plastischer Stoffe in den Gewächsen vermittelt, den Zellen der Verbrauchsorte als solches verloren geht, und damit ist die Bedingung für das Zustandekommen osmotischer Erscheinungen gegeben.

Die Thatsache, dass sich die plastischen Stoffe in den Pflanzen in bestimmter Richtung bewegen, und dass in gewissen Organen oder Gewebepartieen eine besonders lebhafte Verarbeitung des Bildungsmaterials erfolgt, bedarf aber einer besonderen Erklärung. Wenn z. B. in den Kartoffelknollen reichliche Stärkemengen, in den Rübenwurzeln grosse Rohrzuckerquantitäten und in manchen Früchten viel Glycose angehäuft wird, so setzt dies voraus, dass in den erwähnten Organen chemische Kräfte thätig sind, welche die Ueberführung derjenigen Substanz, welche die Translocation stickstofffreier Stoffe vermittelt, in Amylum, Rohrzucker und Glycose leicht zu bewerkstelligen im Stande sind. Dadurch geht jene Substanz von hypothetischer Natur ihres osmotischen Gegendrucks in den Zellen der erwähnten Organe verlustig; osmotische Prozesse können sich

aufs Neue geltend machen, und man sieht also, dass die in bestimmten Pflanzentheilen stattfindende Stoffaccumulation die Bewegung des plastischen Materials nach bestimmter Richtung hin zur Folge haben muss.[1])

Im genauesten Zusammenhange mit den soeben berührten Verhältnissen steht auch die Frage nach den Ursachen, welche es bedingen, dass bestimmten Gewebepartieen für die Translocation gewisser plastischer Stoffe grade eine besondere Bedeutung zukommt. Wenn Amylum und Glycose z. B. in besonders reichlichen Quantitäten in der Stärke- resp. Zuckerscheide angetroffen werden, so kann diese Erscheinung ihre Ursache darin haben, dass die Stärke- und Zuckeraccumulation in den Zellen derselben mit besonderer Leichtigkeit erfolgt. Es ist aber auch möglich, dass Amylum sowie Glycose deshalb in bestimmten Gewebepartieen in erheblicheren Mengen als in anderen auftreten, weil die Zellen derselben die osmotische Bewegung des die Translocation der Kohlehydrate vermittelnden Körpers unbekannter Natur vorzüglich leicht zulassen, und eventuell können sich die beiden hier erwähnten Momente bei dem Zustandekommen der Stoffwanderung in der Pflanze nebeneinander geltend machen.[2])

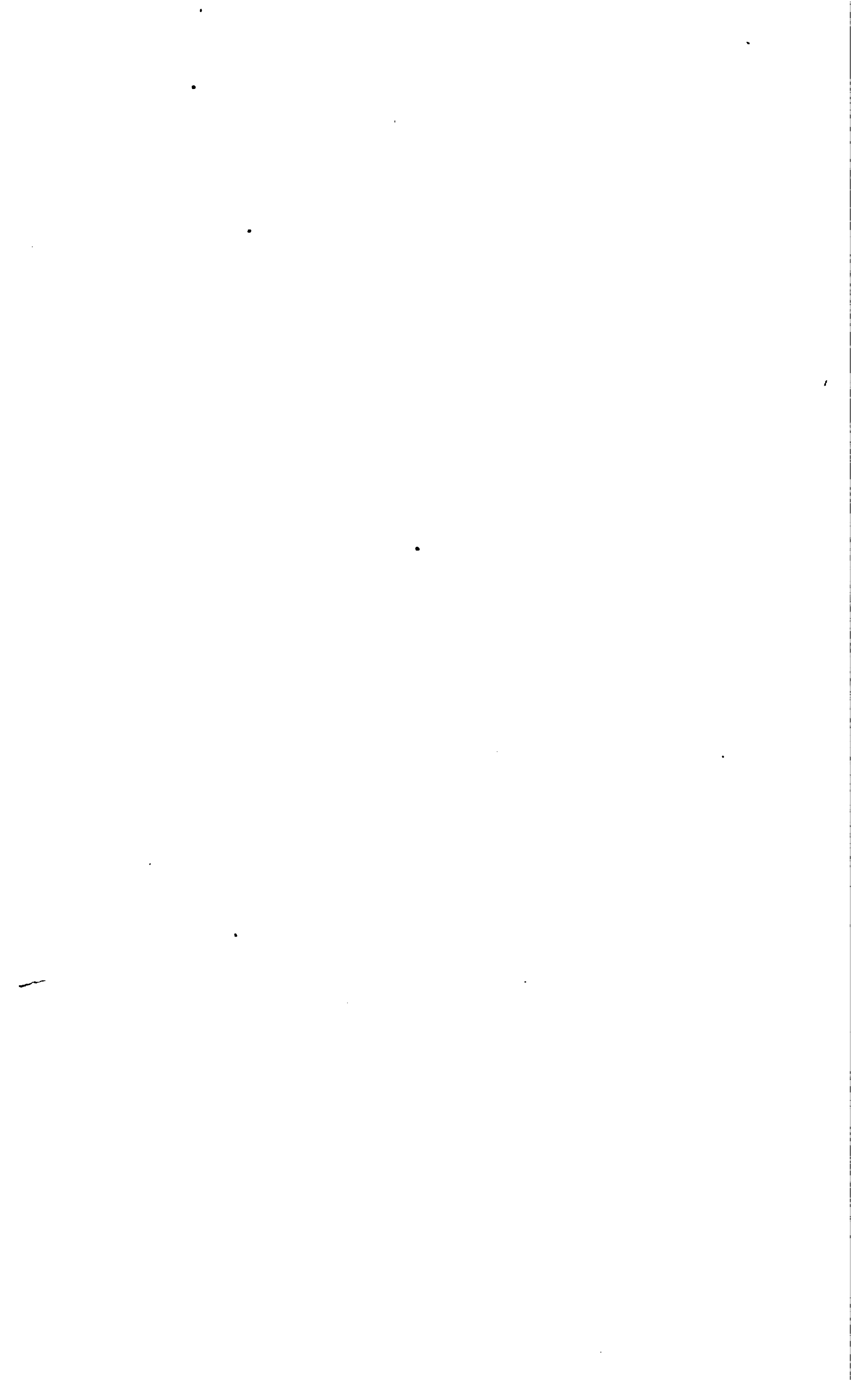
---

[1]) Wichtig ist für das Verständniss der hier berührten Erscheinungen die Thatsache, dass manche im Zellsaft lösliche Körper (z. B. Rohrzucker und Glycose), die eine Accumulation in bestimmten Organen erfahren, nicht im Stande sind, die Hautschicht des Plasma als solche zu passiren.

[2]) Man vergl. auch über die hier berührten Verhältnisse H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 8. pag. 441 u. 446.

Zweiter Theil.

Physiologie des Wachsthums.



Erster Abschnitt.

Die allgemeinen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile und das Wesen des Wachsthumsprozesses.

Erstes Kapitel.

Einleitende Bemerkungen.

§ 1. Ernährung und Wachsthum. Es unterliegt keinem Zweifel, dass ein erfolgreiches Studium der Wachsthumsphänomene allein für Denjenigen möglich, der mit den Lehren der Ernährungsphysiologie vertraut ist. Das Wachsthum der Zellenbestandtheile (Zellhaut, Stärkekörner, protoplasmatische Gebilde), und damit das Wachsthum des gesammten Pflanzenkörpers, kann allein dann zur Geltung kommen, wenn die für diesen Vorgang verwerthbaren, durch den Ernährungsprozess erzeugten Stoffe vorhanden sind, und wenn es zugleich nicht an den für das Zustandekommen des Wachsthums geeigneten Kraftquellen mangelt. Eine Pflanzenzelle, welche nicht assimilatorisch thätig ist, oder welcher überhaupt keine hinreichenden Quantitäten plastischer Stoffe zur Disposition stehen, kann keine normalen Wachsthumserscheinungen zeigen. Es sind eben in diesem Falle die Grundvoraussetzungen für das Zustandekommen des Wachsthumsprozesses nicht erfüllt.

Für eine sachgemässe Beurtheilung der Beziehungen zwischen den Vorgängen der Ernährung und des Wachsthums ist es aber wichtig, daran zu erinnern, dass jener erstere Prozess keineswegs immer in seinem ganzen Umfange in den wachsenden Zellen zu Stande kommt. In einem einzelligen Organismus ist allerdings die physiologische Arbeitstheilung, wie man einer solchen bei complicirt gebauten Gewächsen begegnet, noch nicht ausgebildet, und die gesammten Ernährungsvorgänge sowie das Wachsthum können in diesem Falle also zeitlich sowie räumlich ungetrennt, d. h. in einer und derselben Zelle, stattfinden. Ganz anders gestaltet sich aber das Verhältniss zwischen Ernährung und Wachsthum, wenn man namentlich solche sich unter normalen Umständen entwickelnde Pflanzentheile betrachtet, welche, wie viele Trichomgebilde, Wurzeln oder Blüthentheile, nicht im Stande sind assimilatorisch thätig zu sein, aber dennoch nur unter Beihülfe der Assimilationsprodukte zur Ausbildung gelangen. Einer der wichtigsten

Ernährungsvorgänge, nämlich die Produktion organischer Substanz aus rein anorganischem Material, ist in den chlorophyllfreien Zellen der erwähnten Organe nicht möglich, aber dieselben wachsen dennoch. Ebenso können die Wurzeln, Stengel sowie Blätter solcher Pflanzen, die sich im Dunkeln ausbilden, ein sehr energisches Wachsthum unterhalten, wenn denselben nur hinreichende Mengen plastischen Materials aus Reservestoffbehältern (Knollen, Zwiebeln, Cotyledonen etc.) zuströmen, und in diesen Fällen lässt sich auch der Nachweis leicht führen, dass eine Pflanze als Ganzes nicht von aussen her ernährt zu werden braucht, trotzdem ihre einzelnen Theile lebhaft wachsen. Nach alledem sind Ernährung und Wachsthum grundverschiedene Prozesse, und wenngleich das Wachsthum einer Zelle allein bei Gegenwart gewisser plastischer Stoffe in derselben möglich ist, so kann dieser Vorgang dennoch ohne gleichzeitige Ernährung der ganzen Pflanze von aussen erfolgen. Uebrigens reicht die Gegenwart grösserer Quantitäten plastischer Stoffe in einem Pflanzentheil ebenso wenig allein aus, wie dies die ausgewachsenen, aber noch assimilirenden Blätter deutlich erkennen lassen, um Veranlassung für das Zustandekommen von Wachsthumsprozessen zu geben.

§ 2. Begriffsbestimmung. Im gewöhnlichen Sprachgebrauch bezeichnet man als Wachsthum der Pflanzen und Thiere diejenigen Vorgänge, welche zu einer Gestaltveränderung und Massenzunahme der Organismen führen. Diese Definition genügt aber den wissenschaftlichen Anforderungen keineswegs, denn sie ist durchaus nicht erschöpfend und kann überdies leicht zur Entstehung der mannigfaltigsten Irrthümer Veranlassung geben. Der Begründer der heutigen Wachsthumsphysiologie, Julius Sachs, der wie keiner vor ihm die Probleme der Physiologie des Wachsthums erkannt und bereits eine Reihe classischer Untersuchungen zur Lösung der sehr schwierigen einschlägigen Fragen ausgeführt hat, legt deshalb mit Recht ein grosses Gewicht auf eine genaue Begriffsbestimmung des Wortes „Wachsen“[1]).

Es ist allerdings sicher, dass die bestimmt umschriebenen Theile einer Pflanze oder gar diejenigen Partieen einer Zelle, welche Wachsthumserscheinungen zeigen, eine Massenzunahme erfahren, aber damit ist noch keineswegs gesagt, dass der gesammte Organismus oder die ganze Zelle etwas Aehnliches zeigen müsse. Werden z. B. Samen im Dunkeln zum Keimen ausgelegt, so vergrössert sich zwar das Volumen sowie das Gewicht des Embryo sehr bedeutend; die ganze Pflanze erfährt aber, trotzdem Wachsthumserscheinungen ganz unzweifelhaft an derselben hervortreten, keine Massenzunahme, sondern im Gegentheil eine Massenabnahme. Diese letztere kann unter Umständen so weit gehen, dass sich das Trockengewicht des gesammten Untersuchungsobjects schliesslich bis auf die Hälfte des ursprünglichen Gewichts vermindert, und die Massenzunahme der bestimmt umschriebenen wachsenden Pflanzentheile (Wurzeln, Stengel, Blätter)

---

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. 1874. pag. 741.

kommt in diesem Falle nur dadurch zu Stande, dass dieselben die in dem Endosperm, dem Perisperm oder den Cotyledonen vorhandenen Reservestoffe, nachdem diese zunächst eine theilweise Zersetzung erlitten haben, verbrauchen.

Ebenso genügt es keineswegs, die Gestaltveränderung eines Pflanzentheils als alleiniges Merkmal für das Stattfinden von Wachsthumsprozessen anzuführen, denn es treten häufig Gestaltveränderungen an durchaus nicht wachsenden Pflanzentheilen hervor. Derartiges macht sich z. B. geltend, wenn Stammgebilde oder Wurzeln durch bestimmte äussere Kräfte gedehnt, comprimirt oder gebogen werden, wenn Amylumkörner oder Samen in Contact mit Wasser Quellungsphänomene zeigen, und wenn Pflanzentheile, indem sie an ihre Umgebung durch Verdunstung Wasser abgeben, ihre normale Turgescenz mehr oder minder einbüssen. In allen diesen Fällen treten Gestalt- oder Volumveränderungen der pflanzlichen Gebilde hervor, die ihre Entstehung aber durchaus keinen Wachsthumsprozessen verdanken.

Die Discussion über den wissenschaftlichen Begriff des Wortes „Wachsthum" liesse sich noch sehr weit fortführen; ich ziehe es hier aber vor, die Begriffsbestimmung sogleich zu geben und derselben nur noch wenige erläuternde Bemerkungen beizufügen.

Als Wachsthum der Pflanzentheile ist derjenige Prozess aufzufassen, welcher unter Mitwirkung organisatorischer Momente, die in den Zellen zur Geltung kommen, zu einer nicht wieder rückgängig zu machenden Gestalt- oder Volumenveränderung der Pflanzentheile führt.[1])

Wenn die Zellen eines bestimmten Gewebes gewisse Formen annehmen, oder wenn sich jedes Individuum einer Pflanzenspecies stets nahezu in derselben Weise ausbildet, so haben wir es unzweifelhaft mit Erscheinungen zu thun, deren wesentlichste Ursachen auf die Thätigkeit organisatorischer, in den Pflanzen selbst wirkender Momente zurückgeführt werden müssen. Es soll dieser Momente im folgenden Paragraphen specieller gedacht werden, und ich möchte hier nur noch darauf hinweisen, dass die Gestalt- oder Volumenveränderungen der Pflanzentheile, welche unter Mitwirkung derselben zu Stande kommen, und die wir als Wachsthumserscheinungen auffassen, nicht ohne weiteres wieder rückgängig zu machen, sondern als bleibende zu bezeichnen sind. Jene bereits oben erwähnten Gestalt- oder Volumenveränderungen quellender Samen oder welkender Pflanzentheile etc. sind eben deshalb nicht als Wachsthumsphänomene aufzufassen, weil dieselben leicht wieder durch Wasserabgabe, resp. Wasseraufnahme seitens der Pflanzentheile rückgängig gemacht werden können. Wenn dagegen Wachsthumsprozesse stattgefunden haben, so sind

---

[1]) Wenn hier von organisatorischen Momenten die Rede ist, so hat man, wie in folgenden Paragraphen noch specieller hervorgehoben werden soll, ja nicht an besondere, geheimnissvolle Kräfte zu denken.

die dadurch bedingten Gestalt- oder Volumenveränderungen der Pflanzentheile fixirt.

§ 3. Die Wachsthumsbedingungen. — a) Aeussere Wachsthumsbedingungen. Soll ein Pflanzentheil Wachsthumserscheinungen zeigen, so müssen demselben bestimmte Quantitäten plastischer Stoffe zur Disposition stehen, es darf nicht an Wasser sowie an freiem Sauerstoff mangeln,[1]) und die Temperaturverhältnisse müssen geeignete sein. Ohne diese nothwendigen Wachsthumsbedingungen ist das Zustandekommen des Wachsthumsprozesses überhaupt unmöglich. Wenn die Temperatur z. B. unter einen bestimmten, für verschiedene Pflanzentheile allerdings nicht gleichen Grenzwerth sinkt, oder wenn sie zu sehr gesteigert wird, so hört jedes Wachsthum auf. Dasselbe kann allein bei Temperaturen innerhalb der Grenzwerthe zu Stande kommen und wird dann in seiner Geschwindigkeit ganz wesentlich von den herrschenden Temperaturverhältnissen beeinflusst.

Als eine andere Reihe äusserer Wachsthumsbedingungen sind die Nebenbedingungen des Wachsthums anzusehen. Hierher gehören das Licht, die Schwerkraft (Gravitation), sowie Druckverhältnisse etc., und für diese Nebenbedingungen ist es charakteristisch, dass dieselben zwar nicht absolut nothwendig vorhanden sein müssen, um das Wachsthum überhaupt zu ermöglichen, dass sie den Verlauf desselben aber dennoch in bestimmter Weise beeinflussen, also als äussere Reizursachen thätig sein können. Es wird später specieller davon die Rede sein, dass z. B. das Licht auf das Wachsthum der Zellen in wesentlicher Weise einwirkt, aber der Beweis dafür, dass das Licht nicht als eine absolut nothwendige Wachsthumsbedingung, sondern nur als eine Nebenbedingung anzusehen ist, muss als unmittelbar erbracht angesehen werden, wenn man sich an die Thatsache des sehr ausgiebigen Wachsthums von Pflanzentheilen bei völligem Ausschluss der Lichtstrahlen erinnert.

b) Die inneren, historischen oder ererbten Wachsthumsbedingungen. Es ist bekannt, dass jeder Pflanzentheil, z. B. ein Blatt oder ein Internodium, nur eine gewisse Zeit lang fortwächst, und dass ebenso die Geschwindigkeit, mit der das Wachsthum während der auf einander folgenden Entwicklungsstadien eines Pflanzentheils statt hat, keineswegs stets dieselbe ist, selbst dann nicht, wenn die äusseren Wachsthumsbedingungen immer in gleicher Weise auf die im Wachsthum begriffenen Zellen einwirken. Demnach übt also der Alterszustand der Pflanzentheile einen Einfluss auf ihr Wachsthum aus, oder es werden, um es mit anderen Worten zu sagen, Hand in Hand mit dem gerade erfolgenden Wachsthum in den Zellen Zustände hervorgerufen, die auf das fernere Wachsthum in bestimmter Weise als innere Reizursachen einwirken.

Neben diesen inneren Wachsthumsbedingungen existiren aber noch

[1]) Hier muss übrigens bemerkt werden, dass einige Pflanzen, wie an anderer Stelle genauer gezeigt werden soll, bei völligem Sauerstoffmangel wachsen können.

anderweitige, die ihren Grund von vornherein in den specifischen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Pflanzentheile selbst haben. Wenn eine bestimmte Pflanzenspecies im Allgemeinen ein sehr energisches Wachsthum, eine andere ein sehr schwaches zeigt, wenn das Wachsthum des einen Theiles einer Pflanze von einer äusseren Wachsthumsbedingung in wesentlich verschiedener Weise wie dasjenige eines anderen Theiles des nämlichen Organismus beeinflusst wird,[1]) oder wenn gleichnamige Glieder (z. B. die Blätter) verschiedener Pflanzenarten ganz abweichende Formen annehmen, so setzt das Zustandekommen dieser Phänomene offenbar die Mitwirkung innerer Wachsthumsursachen voraus, welche auf den specifischen Charakter der Zellen selbst zurückgeführt werden müssen. Das Wachsthum steht eben unter dem Einflusse jener bereits im zweiten Paragraphen erwähnten organisatorischen Momente, für welche zumal dies eigenthümlich ist, dass jede äussere Wachsthumsbedingung unter ihrer Mitwirkung das Wachsthum selbst nur in ganz bestimmter Weise beeinflussen kann, und dass die in Folge des Wachsthums in den Pflanzentheilen hervorgerufenen Veränderungen als bleibende, nicht wieder ohne Weiteres rückgängig zu machende erscheinen.

Wenn die inneren Wachsthumsbedingungen auch als historische oder ererbte bezeichnet wurden, so geschah dies, weil dieselben, abgesehen von jenen durch den Fortgang des Wachsthumsprozesses selbst erst hervorgerufenen, den Zellen, in welchen sie zur Geltung kommen, von vorn herein in Folge ihrer Abstammung eigenthümlich sind. Jeder Pflanzentheil, ja jede Zelle besitzt bestimmte Eigenschaften, die nicht erst im Verlaufe des individuellen Lebens erworben werden, sondern die von Anfang an für dieselben charakteristisch sind. Diese Eigenschaften der Zellen werden durch Vererbung einem Pflanzenindividuum von anderen übermittelt und sind für eine bestimmte Pflanzenspecies der Hauptsache nach unveränderlich. Die inneren Wachsthumsbedingungen sind also als etwas Gegebenes anzusehen, sie hängen mit der specifischen Natur der Zellen auf das Innigste zusammen, wir können sie nicht leicht beseitigen, und es ist bei dem Studium des Wachsthumsprozesses von fundamentaler Bedeutung, ihren Einfluss keinen Augenblick unberücksichtigt zu lassen.

Uebrigens muss vor der Anschauung gewarnt werden, als ob die inneren Wachsthumsbedingungen ihre Entstehung ganz besonderen Kräften verdankten. Die Existenz der inneren Wachsthumsbedingungen muss vielmehr auf die Thätigkeit der nämlichen physikalischen und chemischen Kräfte zurückgeführt werden, welche ihren Einfluss auch noch heute auf die pflanzlichen Zellen geltend machen; nur sind uns die specifischen Eigenthümlichkeiten der Zellen, welche den inneren Wachsthumsbedingungen zu Grunde liegen, vor der Hand allerdings fast völlig unbekannt. Es er-

[1]) So werden wir später sehen, dass z. B. die Schwerkraft auf die Wurzeln und Stammgebilde einer und derselben Pflanze in durchaus verschiedener Weise einwirkt.

scheint mir von principieller Bedeutung zu sein, als Träger der inneren Wachsthumsbedingungen das Protoplasma der Zellen anzusehen, und alle Erscheinungen auf die specifischen Eigenthümlichkeiten desselben zurückzuführen. Ich meine, dass Sachs[1]) der Physiologie einen grossen Dienst geleistet hat, indem er nachdrücklich betont, dass seiner Ansicht nach mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substratverschiedenheiten derselben verbunden sind. Ich glaube annehmen zu dürfen, wie ich bereits an anderer Stelle andeutete,[2]) dass in der That die lebendigen Eiweissmoleküle des Protoplasma, die man auch zweckmässig, wie ich dies gethan habe, als physiologische Elemente bezeichnen kann, eine sehr verschiedenartige Natur besitzen. Nimmt man an, dass nicht allein die physiologischen Elemente verschiedener Pflanzenspecies, sondern ebenso diejenigen der verschiedenen Organe einer bestimmten Pflanzenart nicht genau den nämlichen Charakter tragen, so wäre damit der Ausgangspunkt einer für die Physiologie gewiss fruchtbaren Hypothese gegeben.

Endlich will ich noch betonen, dass es unzweifelhaft für das Verständniss des Wesens der inneren oder ererbten Wachsthumsursachen sehr wichtig sein dürfte, die sogen. Nachwirkungserscheinungen der Spannungszustände sowie der Wachsthumsprozesse recht eingehend zu studiren. Diese Nachwirkungen, von denen noch mehrfach die Rede sein wird (vergl. § 15, 38, 42 etc.), führen dahin, dass Pflanzen, die zunächst unter dem Einfluss wechselnder äusserer Umstände vegetirten und in Folge dessen Schwankungen ihrer Spannungszustände und Wachsthumsbewegungen erkennen liessen, selbst dann noch entsprechende Veränderungen der Spannung sowie des Wachsthums zeigen, wenn sie nachträglich constant bleibenden äusseren Bedingungen ausgesetzt werden. Es scheint mir, dass zwischen den Ursachen sowie den Phänomenen der Nachwirkungen einer- und mancher Vererbungserscheinungen andererseits in der That nur ein gradueller, ein quantitativer Unterschied besteht, und da die Nachwirkungserscheinungen einem eindringenden Studium gewiss zugänglich sind, so würden bezügliche Untersuchungen zugleich eine Bedeutung für das Verständniss der Vererbungsphänomene gewinnen können. Dieser Gesichtspunkt führt unmittelbar auf den Gedanken, dass es weiteren Forschungen gelingen werde, für manche der inneren, ererbten oder historischen Wachsthumsursachen die ursprüngliche, vor sehr langer Zeit durch den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Pflanzen bedingte Entstehung derselben nachzuweisen.

---

[1]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 452.
[2]) Vergl. Detmer, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 10. pag. 751.

Zweites Kapitel.

Allgemeine Eigenschaften wachsender Pflanzentheile.

§ 4. Aufzählung der Eigenschaften. Den wachsenden Pflanzentheilen kommt eine Reihe von Eigenschaften zu, die ihnen allerdings nicht ausschliesslich eigenthümlich sind, deren Kenntniss aber für das Verständniss der Wachsthumserscheinungen ein hervorragendes Interesse beansprucht. Die wachsenden Zellenbestandtheile (die verschiedenen protoplasmatischen Gebilde, die Amylumkörner sowie Zellmembranen) sind, wie bereits im 29. Paragraphen des ersten Theils dieses Buches auseinandergesetzt worden ist, imbibitionsfähig, d. h. sie sind in Folge ihrer eigenthümlichen Organisationsverhältnisse in Berührung mit Flüssigkeiten im Stande, die Moleküle derselben zwischen ihre festen Partikel (Tagmen oder Micellen) aufzunehmen. Die auf diesem Wege herbeigeführte Erscheinung der Quellung der organisirten pflanzlichen Gebilde ist für die Mechanik des Wachsthumsprozesses, wie später speciell gezeigt werden soll, von sehr grosser Bedeutung.

Die wachsenden Pflanzentheile setzen äusseren Einwirkungen, wie dies alle Körper thun, gewisse Widerstände entgegen. Je nach dem Grade der Widerstandsfähigkeit unterscheidet man harte und weiche pflanzliche Gebilde; zu den ersteren gehören die verholzten Membranen, zu den letzteren die Chlorophyllkörper und das Protoplasma. Solche Gebilde, die eher den Zusammenhang ihrer Theilchen aufgeben, als dass sie ihre Form unter dem Einfluss äusserer Einwirkungen (Druck und Zug) wesentlich ändern, werden als spröde bezeichnet (z. B. Amylumkörner). Dehnbare Körper sind solche, welche ihre Form unter dem Einfluss von Zugkräften oder von Biegungsursachen beträchtlich ändern. Wenn die gedehnten Körper ihre ursprüngliche Form nach Beseitigung der Dehnungsursache wieder mehr oder minder annehmen, so werden sie als im höheren oder geringeren Grade elastische bezeichnet.

§ 5. Dehnbarkeit und Elasticität. Die Dehnbarkeits- sowie Elasticitätsverhältnisse der Pflanzentheile besitzen für die Theorie des Wachsthums eine so hervorragende Bedeutung, dass wir denselben in einem besonderen Paragraphen unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. Sachs, der die Wichtigkeit der hier in Rede stehenden Eigenschaften der wachsenden Pflanzentheile klar erkannte, hat auch Untersuchungen zu deren genauerer Feststellung ausgeführt.[1] Er benutzte wachsende Stengeltheile zu seinen Versuchen und brachte am oberen sowie unteren Ende je eines abgeschnittenen Internodiums mit chinesischer Tusche feine Striche als Marken an. Ober- und unterhalb der Marken wurden die Sprosse mit den beiden Händen gefasst und auf einer Millimetertheilung liegend, so stark wie möglich, aber ohne dass die Gefahr des Reissens eintrat, gedehnt. Einige Beobachtungen lieferten die folgenden Ergebnisse:

[1] Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. pag. 753.

Namen der Pflanze.	Ursprüngliche Länge des Internodiums.	Wurde gedehnt um pCt. der Länge.	Restirt eine bleibende Verlängerung von
Sambucus nigra	26 Millim.	18,0 %	5,4 %
das nächst ältere Internodium	65 „	3,1 „	1,1 „
noch älteres Internodium . .	115 „	0,8 „	0,0 „
Aristolochia Sipho	71,6 „	6,3 „	3,5 „
nächst älteres Internodium .	226 „	2,6 „	0,8 „

Auf die Zahlen der letzten Columne komme ich weiter unten noch zurück; hier ist zunächst dies Resultat der Versuche von Sachs für uns von Wichtigkeit, dass wachsende Sprosse im frischen Zustande einen nicht unerheblichen Grad von Dehnbarkeit besitzen.

Die weitere Verfolgung des hier berührten Gegenstandes musste natürlich auch zu der Frage führen, wie sich die Dehnung des Gewebes verschiedener Zonen eines und desselben Internodiums unter der Einwirkung der nämlichen Kraft gestaltet. Man wird aber bei der Ausführung der bezüglichen Untersuchungen von vornherein darauf zu achten haben, ob sich die Pflanzentheile, mit denen man experimentirt, im Zustande normaler Turgescenz befinden, oder ob dies nicht der Fall ist. Bestimmt man nämlich die Dehnbarkeit turgescirender Pflanzentheile, so misst man nicht die Grösse der totalen Dehnbarkeit derselben, sondern, da die Zellen bereits unter dem Einfluss des Turgors gedehnt sind, nur die Differenz zwischen der totalen Dehnbarkeit und der durch den Turgor bereits vorhandenen Ausdehnung.

De Vries[1]) bestimmte die Dehnbarkeit turgescirender Pflanzentheile und fand, dass bei Sprossen, unabhängig von dem Alter derselben, das Maximum der Dehnbarkeit in unmittelbarer Nähe der Endknospe liegt. Physiologisch weit wichtiger ist offenbar die Frage nach der Vertheilung der Dehnbarkeit an solchen Pflanzentheilen, die nicht turgesciren, und de Vries[2]) hat auch dieses Problem speciell bearbeitet. Die zu diesem Experimente dienenden wachsenden Sprosse wurden zunächst unter Anwendung der plasmolytischen Methode, auf welche wir später noch eingehender zurückkommen werden, ihres Turgors vollständig beraubt und nach der natürlich erfolgten Verkürzung bei der Ausführung derjenigen Versuche, die gerade für uns ein besonderes Interesse beanspruchen, so stark gedehnt, dass sie ihre ursprüngliche Länge wieder annahmen. Auf die Sprosse waren in bestimmten Entfernungen Tuschestriche als Marken angebracht worden, und es ergaben sich, auf eine Anfangslänge der einzelnen Partialzonen von 20 Millim. berechnet, z. B. die folgenden Werthe für die Verkürzung der Partialzonen in Folge des Turgorverlustes durch Plasmolyse sowie für die Verlängerung in Folge der Dehnung.

---

[1]) Vergl. de Vries, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 519.

[2]) Vergl. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen d. Zellstreckung. Halle 1877. pag. 111.

Junge Blüthenstiele von

Thrincia hispida.			*Plantago media.*		
Zone.	Verkürzung in Folge des Turgorverlustes.	Verlängerung in Folge der Dehnung.	Zone.	Verkürzung in Folge des Turgorverlustes.	Verlängerung in Folge der Dehnung.
I oben	1,8 Millim.	1,9 Millim.	I oben	2,0 Millim.	2,1 Millim.
II	1,9 „	2,1 „	II	2,2 „	2,2 „
III	2,0 „	1,9 „	III	1,3 „	0,8 „
IV	0,8 „	0,6 „	IV	0,1 „	0,1 „
V	0,0 „	0,0 „	V	0,0 „	0,0 „

Wachsende Sprosse lassen also, wenn sie ihres Turgors beraubt worden sind und nicht zu stark gedehnt werden, etwas unterhalb ihrer Spitze ein Maximum der Dehnbarkeit erkennen. Im älteren Theil der Sprosse nimmt die Dehnbarkeit stetig ab.

Ein Körper, der seine Form unter dem Einfluss äusserer Momente verändert hat, und der die ihm aufgenöthigte Form beibehält, nachdem die Ursache, welche die Formveränderung bedingte, nicht mehr wirksam ist, heisst unelastisch. Nimmt der Körper dagegen die ursprüngliche Form wieder an, so ist er vollkommen elastisch. Wenn ein Körper dagegen seine ursprüngliche Form nach Aufhebung der formverändernden Ursache nicht völlig wieder annimmt, so wird er als unvollkommen elastisch bezeichnet, und die Zahlen der letzten Columne der Tabelle auf pag. 210 lassen in der That erkennen, dass wachsenden Pflanzentheilen unter Umständen eine solche unvollkommene Elasticität eigenthümlich ist. Die gedehnten Sprosse haben sich nämlich nach Aufhebung der Dehnungsursachen nicht wieder bis auf ihre ursprüngliche Länge contrahirt, sondern sie zeigen eine bleibende Verlängerung, deren Grösse als Maassstab zur Beurtheilung ihrer Elasticitätsverhältnisse dienen kann. Die einem Körper äusserlich aufgenöthigte grösste Formveränderung, welche noch eine vollständige Restitution der anfänglichen Form zulässt, bestimmt die Elasticitätsgrenze; in Folge einer Ueberschreitung derselben kann der Körper seine ursprüngliche Form nicht wieder annehmen, er ist dann eben unvollkommen elastisch.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie solche an Pflanzentheilen beobachtet werden können, welche dem Einflusse einer Zugkraft ausgesetzt gewesen sind, lassen sich auch erkennen, wenn dieselben Druckkräften oder Biegungsursachen unterliegen. Wachsende Pflanzentheile können comprimirt werden, und sie sind ebenso in erheblichem Grade biegsam. Wenn die Druckkräfte oder Biegungsursachen nicht mehr auf die Pflanzentheile einwirken, so nehmen dieselben ihre ursprüngliche Form gewöhnlich nicht wieder völlig an; ihre unvollkommene Elasticität documentirt sich also auch in diesen Fällen.

§ 6. Die Erschütterungskrümmungen. — Durch Stösse, Schläge oder Erschütterungen überhaupt können an wachsenden Pflanzentheilen plötzlich auftretende Krümmungserscheinungen hervorgerufen werden, die

zuerst von Hofmeister[1]) genauer studirt wurden. Sachs[2]) zeigte aber neuerdings, dass die Ansichten Hofmeister's über die Ursachen, welche das Zustandekommen der in Rede stehenden Krümmungsphänomene bedingen, nicht in allen Punkten zutreffende waren.

Wenn aufrechte, im Wachsthum begriffene Sprosse am unteren Theil, dessen Längenwachsthum bereits beendigt ist, plötzlich heftig angestossen werden, so zeigt der freistehende Gipfel unmittelbar nach dem Stoss oder Schlag eine starke Krümmung, deren Concavität auf derjenigen Seite liegt, von welcher der Stoss oder Schlag unten erfolgte. In manchen Fällen, z. B. bei *Lythrum*, *Senecio*-Arten, bei Blüthenstengeln von *Digitalis*, genügt ein einziger Schlag mit einem Stocke, um die Erschütterungskrümmungen hervorzurufen; in anderen Fällen treten dieselben erst nach wiederholten Stössen oder Schlägen hervor. Die krümmungsfähigste Region der Sprosse liegt immer in unmittelbarer Nähe des Gipfels derselben. Wird diese Region am noch graden Spross durch feine Tuschestriche markirt, und der Pflanzentheil alsdann durch Schläge in Schwingung versetzt, so zeigt sich, dass die convexe Seite des sich krümmenden Sprosses eine Verlängerung, die concave aber eine Verkürzung erlitten hat. Die von Sachs ermittelten Zahlen der folgenden Tabelle lassen dies in der That deutlich erkennen:

Name der Sprosse.	Ursprüngliche markirte Länge.	Krümmungsradius annähernd.	Verlängerung der convexen Seite.	Verkürzung der concaven Seite.
Polygonum Fagopyrum	63 Millim.	8 Centim.	2,1 %	1,6 %
Helianthus tuberosus .	98 „	— „	2,0 „	1,4 „
Valeriana exaltata .	150 „	32 „	0,8 „	0,7 „
„ „ . .	110 „	— „	0,7 „	2,1 „
Vitis vinifera . . .	149 „	6—10 „	1,3 „	2,0 „

Die Erscheinungen, welche wir hier besprochen haben, kommen auf dieselbe Weise zu Stande wie jene, welche sich geltend machen, wenn man Sprosse einfach zwischen den Händen gekrümmt hat. Das Gewebe derjenigen Seite der Sprosse, welche die Stösse oder Schläge empfängt, muss comprimirt werden, während sich die Gewebe der entgegengesetzten Seite in Folge dessen ausdehnen müssen. Die auf diesem Wege hervorgebrachten Krümmungen werden nun aber nach dem Aufhören der Stösse oder Schläge der unvollkommenen Elasticität der Pflanzentheile wegen nicht unmittelbar rückgängig gemacht, sondern bleiben zunächst bestehen, und können höchstens allmählich durch elastische Nachwirkungen oder durch Wachsthumsprozesse wieder ausgeglichen werden.

Bei dem Versuche, diejenigen Vorgänge specieller zu beurtheilen, die sich im Gewebe solcher Pflanzentheile geltend machen, welche Erschütterungen erleiden, muss auch noch auf die sehr merkwürdige Angabe

---

[1]) Vergl. Hofmeister, Berichte d. königl. sächs. Gesellsch. der Wiss. 1859.
[2]) Vergl. Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 1874. pag. 755.

von G. Kraus[1]) hingewiesen werden, dass in Sprossen im Momente der Erschütterung (mögen die Sprosse entblättert sein oder ihre Blätter noch tragen, mag eine Krümmung erfolgen oder nicht nachweisbar werden) eine Neubildung von Zucker[2]) stattfindet, so dass die Pflanzentheile absolut zuckerreicher werden. In der rechten und linken Hälfte gerader Sprosse ist die Concentration des Zellsaftes dieselbe; ebenso ist der Zuckergehalt des Saftes gleich. Sprosse, die Erschütterungskrümmungen erfahren haben, lassen, wie Kraus nachgewiesen hat, erkennen, dass der Zellsaft der convex gewordenen Hälfte concentrirter als derjenige der concaven Hälfte ist, und dass der Zellsaft der ersteren Hälfte mehr Zucker als derjenige der letzteren enthält.

Ich bin der Ansicht, dass das Zustandekommen der Erschütterungskrümmungen direkt nichts mit der Zuckerbildung zu thun hat. Die ersteren sind Folge der Dehnbarkeits- sowie Elasticitätsverhältnisse der Sprosse, aber die Zuckerbildung durch Erschütterung ist nichts desto weniger im hohen Grade interessant. Ich meine, dass diese Zuckerbildung ihre Erklärung vorläufig wohl durch die Annahme finden kann, dass Erschütterungen ganz allgemein die Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma beschleunigen und damit eine gesteigertere Anhäufung stickstofffreier Zersetzungsprodukte der lebendigen Eiweissmoleküle (eben Zucker) in den Pflanzenzellen bedingen.[3]) Man darf, wie noch zu bemerken ist, gewiss behaupten, dass die Zellen auf der concaven Seite gekrümmter Sprosse, weil sie comprimirt werden, gewisse Wassermengen verlieren und an die gedehnten Zellen der convexen Seite abgeben.[4])

Drittes Kapitel.

Theorie des Wachsthumsprozesses.

§ 7. Der Turgor. — a) Allgemeines. Wenngleich ich mich bereits im ersten Theile dieses Buches über den Turgor der Zellen ausgesprochen habe, so muss ich hier auf denselben Gegenstand noch einmal

[1]) Vergl. G. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in d. Pflanze, II. In Abhandlungen d. naturforschenden Gesell. z. Halle. Bd. 15.

[2]) Besser gesagt: von Kupferoxyd reducirender Substanz.

[3]) Möglich ist es auch, dass Erschütterungen das bei der Zuckerbildung aus Amylum in den Pflanzen betheiligte Ferment (Diastase) in irgend einer Weise beeinflussen, und dass auf diesem Wege die gesteigerte Zuckerbildung bei Erschütterungen zu Stande kommt.

[4]) Es sei hier noch bemerkt, dass nach Kraus der procentische Zuckergehalt des Saftes aller Zellen solcher Sprosse, die Erschütterungskrümmungen erfahren haben, zunimmt, nämlich sowohl der Zuckergehalt des Zellsaftes der convex- wie auch derjenige des Zellsaftes der concavwerdenden Seite. Der Zuckergehalt des Zellsaftes der ersteren Seite wächst aber beträchtlicher als derjenige des Zellsaftes der letzteren. Uebrigens würde es sehr wichtig sein, die von Kraus angeregten Fragen specieller zu verfolgen.

specieller zurückkommen, da eine klare Einsicht in das Wesen der Turgorerscheinungen die Grundlage für das Verständniss der heutigen Wachsthumstheorie, wie dieselbe zumal von Sachs entwickelt worden ist, bildet.

Wenn die Pflanzenzellen aus dem jugendlichen Zustande, in welchem das Innere derselben vollkommen von körnigem Protoplasma erfüllt erscheint, in den älteren Zustand übergegangen und in das Stadium der lebhaftesten Streckung sowie Volumenvergrösserung eingetreten sind, so unterscheidet man meistens die folgenden Theile deutlich an den Zellen: 1. Die Cellulosemembran, 2. das wandständige Protoplasma mit dem Kern, 3. den Zellsaft, der, vom Protoplasma umschlossen, den grössten Raum der Zelle einnimmt.

Da nun im Zellsaft bestimmte Stoffe (Mineralstoffe, Pflanzensäuren, Kohlehydrate) im gelösten Zustande vorhanden sind, denen die Fähigkeit zukommt, Wassermengen von aussen in das Innere der Zellen auf osmotischem Wege hinein zu befördern, so muss die Menge des Zellsaftes unter geeigneten Bedingungen vermehrt werden. Das Protoplasma legt sich in Folge des in den Zellen zur Geltung kommenden hydrostatischen Druckes der Innenseite der Cellulosemembran dicht an, aber damit hat der in Rede stehende Vorgang noch keineswegs sein Ende erreicht. Die mit Wasser imbibirten Schichten des Protoplasma sowie der Cellulosemembran sind bekanntlich sehr dehnbar, und wenn die durch die osmotische Saugkraft des Zellinhaltes erzeugte Druckkraft, die Turgorkraft, fortdauernd, indem immer neue Wassermengen in das Innere der Zelle eintreten, bedeutender wird, so müssen jene Schichten alsbald unter dem Einfluss der Turgorkraft lebhaft gedehnt werden. Diese Turgorausdehnung erreicht erst dann ihr Ende, wenn die Elasticitätsverhältnisse der gedehnten Schichten weiterer Volumenvergrösserung der Zelle ein Ziel setzen, indem sie dem ferneren Ausdehnungsbestreben des Zellsaftes einen hinreichend grossen Widerstand entgegenstellen.[1])

Der Turgor der Zellen kommt also durch den Druck des Zellsaftes auf die dehnbaren sowie elastischen Schichten des Protoplasma und der Cellulosemembran zu Stande, und die Grösse der in einer turgescirenden Zelle herrschenden Spannung (Turgorspannung) erweist sich von sehr verschiedenen Momenten abhängig. Turgescirende Pflanzentheile sind wasserreich und steif, während Pflanzentheile, die ihren Turgor verloren haben (z. B. gewelkt sind), relativ wasserarm und schlaff erscheinen. Nur allseitig geschlossene Zellen können turgesciren; Zellen, deren Wandungen mit wirklichen Poren versehen sind, vermögen nicht in den Zustand der Turgescenz überzugehen. Die Grösse der Turgorausdehnung einer Zelle ist einerseits abhängig von der Grösse der Turgorkraft, andererseits aber von der Grösse des Widerstandes, den die gespannten Zellen-

[1]) Es sei hier übrigens, um Irrthümern vorzubeugen, bemerkt, dass auch jugendliche Zellen, in denen der Zellsaft (Vacuolenflüssigkeit) noch nicht scharf abgegrenzt ist, turgesciren können.

schichten (Plasmaschichten sowie Cellulosemembran) der Turgorkraft entgegensetzen.

Zur Veranschaulichung der Turgorerscheinungen kann man sich zweckmässig des folgenden einfachen Apparates bedienen. Ein kurzes, weites Glasrohr wird auf der einen Seite mit frischer, löcherfreier Schweinsblase oder mit vegetabilischem Pergament verschlossen, dann füllt man den Apparat mit concentrirter Zucker- oder Gummilösung vollkommen an und schliesst auch das andere Ende des Glasrohres mit einer Membran. Wird eine solche künstliche Zelle in Wasser gelegt, so zieht der Inhalt der Zelle, indem osmotische Kräfte zur Geltung kommen, das Wasser mit grosser Kraft an; die Menge der Flüssigkeit in der Zelle wird bedeutend vermehrt, die Membranen wölben sich halbkugelig vor, und die Zelle turgescirt. Bringt man in eine der gespannten Häute mit Hülfe einer Nadel eine feine Oeffnung an, so springt ein mehrere Fuss hoher Flüssigkeitsstrahl hervor, und der Turgor der Zelle ist aufgehoben.

b) Die Turgorkraft. Die Druckkräfte, welche im Innern turgescirender Zellen zur Geltung kommen, sind offenbar sehr erhebliche. H. de Vries[1]) bestimmte die Grösse der Turgorkraft in den Zellen verschiedener Pflanzentheile z. B. derartig, dass er das Untersuchungsobject zunächst mit Hülfe einer alsbald zu besprechenden Methode in den turgorfreien Zustand versetzte. Die Pflanzentheile mussten sich in Folge des Wasserverlustes natürlich contrahiren, und nun wurden sie durch Anhängen von Gewichten wieder bis zu der Länge gedehnt, welche sie im turgescirenden Zustande besessen hatten. Es musste offenbar eine Kraft in Anwendung gebracht werden, welche der Grösse der in den turgescirenden Pflanzentheilen herrschenden Turgorkraft gleich war. Ein junger Blüthenstiel von *Plantago amplexicaulis* von 1 Millim. Dicke verkürzte sich z. B. bei der Ueberführung in den turgorfreien Zustand um 4,9 Millim. (auf 80 Millim. Länge bezogen). Es war ein Gewicht von 50 Grm. erforderlich, um den Pflanzentheil wieder auf seine ursprüngliche Länge auszudehnen. Berechnet man hieraus die elastische Spannkraft eines Querschnittes, so findet man dieselbe zu $6^1/_2$ Atmosphären. Trotz der sehr bedeutenden Kräfte, die beim Turgor der Pflanzenzellen ins Spiel kommen, ist die Concentration des Zellsaftes der Pflanzen ganz allgemein eine relativ geringe, wie dies z. B. schon aus der Angabe von Sachs[2]) hervorgeht, dass man im Markcylinder rasch wachsender Pflanzentheile oft nur 2—5 % Trockensubstanz findet, wovon ein beträchtlicher Theil noch auf die Zellhäute und das Protoplasma entfällt. Das Zustandekommen lebhaften Turgors in den Zellen setzt daher unbedingt das Vorhandensein solcher Stoffe im Zellsaft voraus, die eine sehr erhebliche Anziehungskraft für Wasser besitzen. Welche Körper kommen hier nun in erster Linie in Betracht?

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877. pag. 118.

[2]) Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 775.

Man wird zunächst an solche Substanzen denken, die mehr oder minder den Charakter von Colloiden tragen (Eiweissstoffe, Gummi, Dextrin, Zucker). Aber die Grösse des absoluten Wasseranziehungsvermögens dieser Körper ist nach den Untersuchungen von de Vries[1]) und Pfeffer[2]) keineswegs so gross, wie man wohl früher annahm, und sie kommen in zu kleinen Mengen im Zellsaft vor, um sich an dem Zustandekommen eines lebhaften Turgors in hervorragender Weise betheiligen zu können.

Eine wichtigere Rolle als die genannten Substanzen spielen wohl schon in der hier in Rede stehenden Hinsicht gewisse Mineralstoffe (zumal Chloride sowie salpetersaure Salze). De Vries giebt in seiner soeben citirten Abhandlung an, dass z. B. das Wasseranziehungsvermögen des Chlornatriums und Chlorkaliums etwa sechsmal grösser als dasjenige des Zuckers sei; es genügt also eine viel verdünntere Lösung dieser Stoffe, um den nämlichen Effect, wie durch eine concentrirtere Zuckerlösung hervorzurufen.

Ganz besonders scheinen nun die organischen Säuren sowie die löslichen sauren Salze derselben die osmotische Saugkraft des Zellsaftes und damit die Turgorkraft zu steigern. Diese im Protoplasma gebildeten Körper scheinen dem Zellsaft vor allen Dingen, was zumal von de Vries[3]) betont worden ist, seine Turgorkraft zu verleihen, und diesen Stoffen kommt in der That nach Grahams[4]) und Pfeffers[5]) Untersuchungen ein sehr erhebliches Wasseranziehungsvermögen zu. Eine direkte Bestätigung findet die über die Bedeutung der organischen Säuren für den Turgor der Zellen ausgesprochene Ansicht durch die Thatsache, dass die im Dunkeln schnell wachsenden Blätter monocotyler Pflanzen säurereicher als die entsprechenden Organe unter normalen Verhältnissen zur Entwicklung gebrachter Pflanzen sind, und dass die langen etiolirten Stengel dicotyler Gewächse einen stark sauer reagirenden Saft enthalten, während der Saft der kleinen Blätter etiolirter dicotyler Pflanzen kaum sauer reagirt.[6]) Ein lebhaftes Wachsthum kann, wie unten eingehender gezeigt werden soll, unter anderem durch Steigerung der Turgorkraft herbeigeführt werden, und wenn Beziehungen zwischen der Grösse des Säuregehalts der Zellen und ihrer Wachsthumsgeschwindigkeit bestehen, so werden wir ebenfalls, zumal unter Berücksichtigung des bereits Gesagten, auf die Existenz von Relationen zwischen dem Säuregehalt der Zellen und der Grösse der in ihnen zur Geltung kommenden Turgorkraft schliessen müssen.

---

[1]) Vergl. de Vries, Unters. über die Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877. pag. 32.

[2]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. 1877. pag. 73.

[3]) Vergl. de Vries, Botan. Zeitung. 1879. pag. 847.

[4]) Vergl. Graham, Philosophical Transactions. 1849. 1850. 1851.

[5]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. 1877. pag. 91.

[6]) Vergl. Wiesner, Sitzungsber. d. k. Akadem. d. Wissensch. zu Wien. 1874. Aprilheft. Vergl. auch de Vries, Botanische Zeitung. 1879. pag. 852.

c) Das Verhalten der Cellulosemembran und des Protoplasma. Diejenige Erscheinung, welche wir als Turgor bezeichnen, kann natürlich nur dann zu Stande kommen, wenn sich der vom Zellinhalt geltend gemachten Turgorkraft ein hinreichend bedeutender Widerstand entgegenstellt. Gebilde, die allein aus einer Cellulosemembran und einem Wasser anziehenden Inhalt bestehen, können allerdings auch turgesciren, aber da der Filtrationswiderstand der Cellulosemembran ein nur geringfügiger ist, so würde der Turgor in diesem Falle niemals ein sehr bedeutender werden können. Ebenso wäre aber auch bei Abwesenheit der Zellstoffmembran und alleiniger Anwesenheit der Protoplasmaschichten kein normaler Turgor möglich, denn unter solchen Umständen würden diese letzteren unter dem Einfluss der vom Zellsaft geltend gemachten Turgorkraft offenbar leicht zerreissen. Das gemeinschaftliche Vorhandensein der Cellulosemembran und des Protoplasma ermöglicht erst das Zustandekommen lebhafter Turgescenz; das letztere legt sich der Innenseite der ersteren dicht an und wird somit vor dem Zerreissen geschützt, während bestimmte Regionen des Protoplasma in Folge ihres grossen Filtrationswiderstandes für viele Stoffe die Zellen vor dem schnellen Verluste der wasseranziehenden Körper sowie des Wassers selbst bewahren.

Es ist nun aber mit Nachdruck zu betonen, dass keineswegs die sämmtlichen Regionen des Protoplasma die gleiche Bedeutung für das Zustandekommen der für den Turgor der Pflanzenzellen so wichtigen osmotischen Prozesse besitzen, und ich habe bereits im 30. sowie 31. Paragraphen des ersten Theiles dieses Buches auf die bezüglichen Verhältnisse kurz hingewiesen. Viele im Zellsaft in gelöster Form vorhandene Substanzen (Mineralstoffe, organische Pflanzensäuren, Kohlehydrate, wie Dextrin und Zuckerarten, Proteïnsubstanzen, Farbstoffe) sind nämlich nicht oder nur in sehr untergeordnetem Grade im Stande, die Hautschicht des Protoplasma (das Hyaloplasma) unter gewöhnlichen Umständen zu passiren.[1]) Wenn die Zellen demnach auf osmotischem Wege Wasser von aussen aufnehmen, so treten keineswegs diejenigen Stoffe, welche die Turgorkraft hervorrufen (also zumal Pflanzensäuren) aus den Zellen aus, sondern diese Substanzen verharren in den Zellen und können daher unter Umständen das Maximum ihrer Leistungsfähigkeit zur Geltung bringen. Wäre das Hyaloplasma dagegen permeabel für die osmotisch wirkenden Körper, so würde der Turgor der Zellen keineswegs eine bedeutende Grösse erreichen.

Wenn die Turgorkraft im Innern der Zellen zur Geltung kommt, so wird die Membran derselben mehr und mehr straff gespannt. Die Turgorausdehnung schreitet fort, bis die Turgorkraft und die Elasticität der gedehnten Zellschichten sich das Gleichgewicht halten.

---

[1]) Vergl. de Vries, Archives Néerlandaises. T. 6. 1871. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. 1877. de Vries, Botanische Zeitung. 1879. pag. 850. Detmer, vergleichende Physiol. d. Keimungsprozesses d. Samen. 1880. pag. 365.

d) Die Turgorausdehnung. Die Grösse der Volumenzunahme einer turgescirenden Zelle, also die Grösse der Turgorausdehnung, ist einerseits abhängig von der Grösse der Turgorkraft, andererseits von der Grösse des Widerstandes, welchen die Schichten des Protoplasma sowie der Cellulosemembran der Zellen dem auf sie einwirkenden Druck des Zelleninhaltes entgegensetzen. Die Grösse dieses Widerstandes der gespannten Zellschichten hängt seinerseits ganz von der Beschaffenheit dieser letzteren, namentlich von den Dehnbarkeits- und Elasticitätsverhältnissen sowie von dem Filtrationswiderstande derselben ab. Wenn in zwei Zellen (a und b) eine Turgorkraft von gleicher Grösse zur Geltung kommt, so ist damit noch nicht gesagt, dass die beiden Zellen die nämliche Turgorausdehnung erfahren. Denn wenn z. B. die gespannten Schichten der Zelle a widerstandsfähiger als diejenigen der Zelle b sind, so wird dem Gleichgewichtszustand zwischen der Turgorkraft und dem Widerstande der gedehnten Schichten im ersteren Falle eine geringere Turgorausdehnung als im letzteren entsprechen.

Im Interesse vieler physiologischer Fragen ist es nun bedeutungsvoll, Aufschluss über die Grösse der Turgorausdehnung der Pflanzenzellen zu erlangen, und es ist daher von grosser Wichtigkeit, dass de Vries[1]) eine sehr genaue Methode zur Ermittelung derselben begründet hat. Bei der Handhabung dieser Methode werden die Pflanzentheile (z. B. Sprosse) in geeignete Salzlösungen gelegt und zwei bis drei Stunden lang mit denselben in Berührung belassen. Die Pflanzenzellen verlieren unter solchen Umständen ihren Turgor und somit ihre Turgorausdehnung vollkommen, ohne dabei das Leben einzubüssen. Indem die Zellen ihren Turgor verlieren, verkürzen sie sich sehr allgemein (nicht immer, wie im neunten Paragraphen gezeigt werden soll) und diese Verkürzung ist somit ein Maass für ihre vorherige Turgorausdehnung.

Sollen Pflanzentheile der Plasmolyse, mit welchem Namen de Vries die in Rede stehende Methode belegt hat, unterworfen werden, so legt man dieselben zweckmässig in 5, 7, oder 10 %ige Lösungen von Salpeter oder Kochsalz, nachdem man die Regionen des Pflanzentheiles, deren Verkürzung in der Lösung man messen will, durch feine Tuschestriche markirt hat. Die Salzlösungen dringen in die Zellen ein und entziehen dem Zellsaft, da sie weit concentrirter als dieser selbst sind, Wasser, so dass sich das Protoplasma von der Innenseite der Cellulosemembran ablöst. Der Turgor der Zelle ist aufgehoben, und die untersuchten Pflanzentheile haben in Folge dessen eine erhebliche Volumenverminderung erfahren.

e) Die Turgorspannung. In turgescirenden Zellen besteht natürlich zwischen dem Zellinhalt und der Membran ein Spannungsverhältniss, da der erstere sein Ausdehnungsbestreben geltend zu machen sucht, aber

---

[1]) Vergl. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Halle 1877.

daran bis zu einem bestimmten Grade durch die elastische Membran behindert wird, und da diese letztere ihrerseits das Bestreben hat, sich mehr, als es die in den Zellen herrschenden Druckverhältnisse thatsächlich zulassen, zusammenzuziehen. Diese Spannungen müssen natürlich vollkommen ausgeglichen werden, wenn man die Zellen in den plasmolytischen Zustand versetzt, oder wenn man in den Membranen wirkliche Löcher anbringt. In diesem letzteren Falle kann, selbst dann, wenn der Zellinhalt noch Wasser von aussen aufsaugt, gar keine Spannung der bei normal turgescirenden Zellen gedehnten Zellschichten mehr erfolgen, da jede Drucksteigerung im Innern der Zelle sofort durch Saftaustritt aus den Löchern ausgeglichen wird.

Die Turgorspannung der unverletzten Zelle kann übrigens eine bestimmte Grenze nicht überschreiten, denn wenn die Turgorkraft eine gewisse Grösse erreicht, so wird häufig ein Quantum des Zellinhaltes aus den Zellen herausgepresst, indem der allerdings nicht unerhebliche Filtrationswiderstand der gespannten Zellschichten überwunden wird.

Es muss hier ausdrücklich betont werden, dass die Grösse der Turgorausdehnung nicht als ein Maassstab zur Beurtheilung der Grösse der Turgorspannung angesehen werden darf. Wenn z. B. die Turgorkraft einer Zelle keine besonders grosse ist, und die dehnbaren Zellschichten dem auf sie einwirkenden Druck einen relativ geringen Widerstand entgegensetzen, so wird zwar eine beträchtliche Turgorausdehnung resultiren können, aber die Turgorspannung erreicht dennoch keinen hohen Grad. Andererseits geht eine nicht sehr bedeutende Turgorausdehnung häufig mit erheblicher Turgorspannung Hand in Hand.

Die absolute Grösse der Turgorspannung der Zellen kann auf verschiedene Weise Modificationen erleiden. Bei gleichbleibendem Widerstande der dehnbaren Zellschichten muss die Turgorspannung z. B. wachsen, wenn die Turgorkraft in Folge der Neubildung grösserer Quantitäten osmotisch wirksamer Substanzen erhöht wird. Die Turgorspannung muss dagegen eine Verminderung erfahren, wenn z. B. der Filtrationswiderstand der gedehnten Zellschichten durch irgend welche Ursachen sinkt. Besonders beachtenswerth ist auch die Thatsache, dass jeder von aussen auf eine turgescirende Zelle einwirkende Druck die Turgorspannung in derselben steigern muss, während jede Dehnung den entgegengesetzten Erfolg hat. In diesem letzteren Falle kann übrigens die ursprüngliche Turgorspannung wieder erreicht werden, wenn die osmotisch wirksamen Stoffe in den Zellen das Maximum ihrer Leistungsfähigkeit vor der Dehnung noch nicht geltend gemacht hatten, und somit die Bedingungen für das Zustandekommen einer ferneren Wasseraufnahme von aussen gegeben sind.

§ 8. Der Ursprung der bei der Imbibition sowie beim Turgor zur Geltung kommenden Kräfte. — In Folge vieler Stoffwechselprozesse, z. B. der Dissociation der physiologischen Elemente des Plasma sowie der Athmungsvorgänge werden Spannkräfte ausgelöst, die im vege-

tabilischen Organismus zur Erzeugung von Wärme, Licht und Bewegungen (Protoplasmabewegungen) verwendet werden. Die Pflanze vollzieht aber noch anderweitige Leistungen, und uns interessirt hier insbesondere die innere sowie die äussere Arbeit, welche bei dem Zustandekommen der Imbibitions- sowie der Turgorerscheinungen zur Geltung kommt, und welche zugleich die äusserste Bedeutung für die Wachsthumsphänomene besitzt.

Wenn die mit Wasser imbibirten organisirten pflanzlichen Gebilde einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung verlieren, so wird dadurch eine Wasserbewegung in der Pflanze eingeleitet, als deren nächste Ursache die molekulare Anziehung der Tagmen oder Micellen zum Wasser anzusehen ist. Soll aber diese molekulare Wasseranziehung zu Stande kommen, soll die Arbeit der Wasserbewegung in den Pflanzen geleistet werden, so ist eine Betriebskraft erforderlich. Diese Kraft wird durch freie Wärme geliefert, welche ja die Verdunstung des Wassers erst ermöglicht. Die freie Wärme liefert die Spannkraft, wie zumal schon Pfeffer hervorgehoben hat, welche es den Micellen möglich macht, wasseranziehend thätig zu sein.

Ebenso liefert die freie Wärme die Betriebskraft für das Zustandekommen der osmotischen Erscheinungen und der Turgorphänomene in der Pflanze. Um dies klar zu machen, sei Folgendes angeführt. Man denke sich ein kurzes, aber weites Glasrohr oben sowie unten mit einer Membran verschlossen. In der künstlichen Zelle befinde sich die wässerige Lösung eines Körpers, dessen Moleküle durchaus nicht im Stande sind, die Membranen zu passiren, während die Wassertheilchen der Lösung dies vermögen. Die mit dem unteren Ende in Wasser eingetauchte künstliche Zelle wird alsbald lebhaft turgesciren; es wird Wasser am oberen Ende der Zelle ausgepresst werden können, und dies nach unten abfliessende Wasser kann bei geeigneter Anordnung des Versuchs z. B. ein kleines Rädchen in Bewegung setzen. Nehmen wir an, dass die Membranen sich im Laufe der Zeit nicht verändern, und der im Innern der Zelle osmotisch thätige Körper die Zelle nicht verlässt, so kann der Apparat, indem das am oberen Ende desselben ausgepresste Wasser durch die Membran am unteren Ende immer wieder in die Zelle eintritt, offenbar unendlich lange Zeit in Gang erhalten werden.

Die Betriebskraft für die Arbeitsleistung des Apparates ist in der Anziehungskraft zu suchen, welche die im Innern der Zelle osmotisch thätige Substanz auf die Wassertheilchen ausübt. Wenn diese Anziehungskraft sich während unendlich langer Zeit immer wieder auf's Neue geltend macht, so muss den osmotisch thätigen Körpern nach dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft eine Kraftquelle zur Disposition stehen, und es kann hier keine andere Kraftquelle als freie Wärme in Betracht kommen.

Wenn die Pflanzenzellen turgesciren, so wird natürlich ebenfalls eine ganz bedeutende Arbeit geleistet. Auch ist für das Zustandekommen des Wachsthums ein erheblicher Arbeitsaufwand erforderlich, und wir werden

alsbald specieller zeigen, dass nur turgescirende Zellen zu einem lebhaften Flächenwachsthum ihrer Membranen befähigt sind. Dieselbe Kraft, nämlich die freie Wärme, welche das Zustandekommen der Turgorausdehnung der Zellen ermöglicht, ist zugleich auch von der grössten Bedeutung für die Wachsthumsphänomene. (Vergl. auch § 25.)

Demnach kann also nicht allein die actuelle Energie des Lichts als Quelle der Betriebskraft des vegetabilischen Organismus angesehen werden. Ein wesentlicher Theil der für die Pflanze bedeutungsvollen Spannkräfte wird vielmehr durch Bindung freier Wärme beschafft.[1])

§ 9. Das Flächenwachsthum der Zellhäute.[2]) — Der Zellstoff, welcher den hauptsächlichsten Bestandtheil der wachsenden Zellmembranen bildet, ist nicht als solcher im Protoplasma vorhanden; die Cellulosemembran ist daher nicht als ein einfaches Ausscheidungsprodukt des Plasma aufzufassen. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass eine in Folge der Dissociationsprozesse der lebendigen Eiweissmoleküle sowie der Decompositionsvorgänge im Protoplasma gebildete Substanz, die aber noch keine Cellulose darstellt, vom Plasma ausgeschieden wird und sich sofort in Zellstoff umwandelt.[3]) Die Grösse der jugendlichen Zellen ist sehr gering. Die protoplasmahaltigen, wachsenden Zellen erfahren aber gewöhnlich eine sehr bedeutende Volumenvergrösserung, die dahin führt, dass die Zellen schliesslich oft hundert-, ja tausendmal grösser als zu Beginn ihrer Entwickelung sind. Diese Volumenvergrösserung der Zellen wird durch das Flächenwachsthum der Zellhäute vermittelt. Dieses Flächenwachsthum der Zellhäute ist in neuerer Zeit von Schmitz und namentlich von Strasburger[4]) als ein Vorgang aufgefasst worden, der lediglich durch Appositionsprozesse vermittelt werden soll. Die Zellhaut wird demnach passiv gedehnt und es werden auf ihrer dem Protoplasma zugekehrten Seite immer neue Schichten von Zellstoff aut die bereits vorhandenen abgelagert. In der That mag das Flächenwachsthum der Zellhäute in manchen Fällen durch Apposition erfolgen, aber gerade das allgemein im Pflanzenreich vorkommende sehr lebhafte Wachsthum der Zellen (z. B. das Wachsthum der Zellen der Vegetationspunkte) scheint mir nicht ohne die Annahme des Stattfindens von Intussusceptionsprozessen erklärt werden zu können. Diese Intussusception beruht auf einer Einlagerung neuer Zellstoffmassen zwischen die bereits vorhandenen Micellen oder Tagmen der Häute. Für die Beurtheilung der Vorgänge beim Flächenwachsthum der Zellhäute, mit

---

[1]) Es ist übrigens zu beachten, dass hierbei auch die Wärme in Anspruch genommen werden kann, welche in den Pflanzenzellen selbst durch Athmung oder bei dem Zustandekommen von Imbibitionsprozessen etc. erzeugt wird.

[2]) Ueber die Wachsthumsprozesse protoplasmatischer Gebilde sind wir, wie hier bemerkt werden mag, nicht genauer unterrichtet.

[3]) Vergl. den ersten Theil dieses Buches. pag. 180.

[4]) Vergl. Strasburger, Ueber d. Bau und das Wachsthum d. Zellhäute. 1882. pag. 175.

denen wir uns in diesem Paragraphen specieller zu beschäftigen haben, ist es nun von fundamentaler Bedeutung, dass in neuerer Zeit, zumal durch die bahnbrechenden Untersuchungen von Sachs sowie durch die Arbeiten von H. de Vries immer deutlichere Beziehungen zwischen dem Turgor und dem Wachsthum der Zellen hervorgetreten sind.

Der letztere Forscher hat direkt gezeigt, dass nur mehr oder minder turgescirende Zellen wachsen können, dass aber turgorlosen Zellen (plasmolytisch gemachten) diese Fähigkeit völlig abgeht. Pflanzentheile, die in verdünnte Salzlösungen gebracht werden, sind noch im Stande schwach zu wachsen; je concentrirter die Lösungen sind, um so geringfügiger werden die Zuwachse, bis diese endlich bei Concentrationen der Lösungen, welche den Turgor der Zellen gänzlich aufheben, völlig verschwinden.[1])

Wenn die mit Wasser imbibirte Zellhaut unter dem Einflusse der Turgorkraft einfach gedehnt wird, und die Zelle in Folge dessen eine Volumenvergrösserung erleidet, so ist damit die nothwendige Vorbedingung für das Zustandekommen des Wachsthumsprozesses gegeben, aber ein wirkliches Wachsthum noch nicht eingetreten, denn die Turgorausdehnung kann ja durch Wasserentziehung (Welken, Plasmolyse) wieder rückgängig gemacht werden. Wachsthumsphänomene treten erst auf, wenn die Zellen, wie im zweiten Paragraphen hervorgehoben worden ist, unter Mitwirkung organisatorischer Kräfte nicht wieder rückgängig zu machende Gestalt- oder Volumenveränderungen erfahren. Diese kommen aber unter dem Einfluss der Turgorkraft dadurch zu Stande, dass sich zwischen die Theilchen der gedehnten Zellmembran neue Zellstoffpartikelchen einlagern, und dass die bereits vorhandenen Tagmen der Zellhaut vergrössert werden.[2]) Die Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten muss natürlich durch dieses Wachsthum und die damit im unmittelbaren Zusammenhange stehende gesteigerte Aufnahme von Imbibitionswasser seitens der wachsenden Zellschichten mehr oder minder ausgeglichen werden. Die Turgorspannung in den Zellen wird durch das Wachsthum herabgesetzt, aber dies geschieht nur vorübergehend, denn die Zelle kann nach erfolgter Ausgleichung der Elasticitätsspannung neue Wasserquantitäten von aussen aufnehmen, abermals stark turgesciren und wachsen.[3]) Nach dem Gesagten ist es klar, dass beim Wachsthum zwei wesentliche Momente in Betracht kommen:

1. Die Dehnung der mit Plasma ausgekleideten Zellhaut durch den Turgor.
2. Die Ausgleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten.

Daraus erhellt, dass diejenigen Momente, welche bestimmend auf das

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über Zellstreckung. Halle 1877. pag. 52.

[2]) In diesem letzteren Falle findet allerdings ein Appositionsprozess statt, aber das Zustandekommen desselben ist doch erst nach vorausgegangener Intussusception möglich.

[3]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 762. Vergl. auch Godlewski, Botan. Zeitung. 1879. No. 8.

Wachsthum einwirken, dasselbe in doppelter Weise beeinflussen können. Wenn die Dehnung der gespannten Schicht gesteigert, oder die Ausgleichung der Elasticitätsspannung beschleunigt wird, so muss das Wachsthum der Zellen eine Begünstigung erfahren; eine retardirende Wirkung auf das Wachsthum der Zellen üben dagegen solche Momente aus, welche die Dehnung der gespannten Schichten verringern oder die Spannungsausgleichung verlangsamen.[1])

Die hier geltend gemachten Principien lassen von vornherein eine bis zu einem gewissen Grade befriedigende Erklärung gewisser Phänomene zu, die ich hier erwähnen muss, da die Frage nach den Ursachen derselben in genaue Beziehung zu den in Rede stehenden Verhältnissen gebracht werden kann.

Wenn die Grösse des Widerstandes der gespannten Zellschichten (Cellulosemembran sowie Protoplasmabeleg) im ganzen Umfange einer Zelle die gleiche ist, so muss diese Zelle, da die Kraft, welche die erwähnten Schichten zu dehnen bestrebt ist, an jedem Punkte dieselbe ist, kugelige, oder bei gegenseitigem Druck der Zellen auf einander, polyedrische Gestalt annehmen. Werden aber die gespannten Zellschichten in Folge ihrer specifischen Beschaffenheit oder in Folge der Wirksamkeit äusserer Kräfte durch die Turgorkraft an einem Punkte schwach, an anderen stärker gedehnt, so ist damit die Bedingung für die Entstehung der mannigfachsten Zellformen gegeben. Es können auf diesem Wege z. B. sternförmige Zellen entstehen. Fadenförmige Zellen müssen sich bilden, wenn die gespannten Zellschichten an der Spitze der Zellen der Turgorkraft den geringsten Widerstand entgegensetzen (Haarbildungen). Wenn wir sehen, dass die Zellen der Blätter hauptsächlich nur in zwei Richtungen des Raumes wachsen, so erklärt sich diese Erscheinung ebenfalls unter Berücksichtigung des Gesagten. Die gespannten Schichten der Zellen solcher Organe, welche, wie Knollen und Zwiebeln, hauptsächlich in die Dicke wachsen, müssen insbesondere in querer Richtung gedehnt werden.

Wir sind nun allerdings heute noch nicht darüber orientirt, weshalb die Widerstandsgrösse der gespannten Schichten der Zellen an verschiedenen Punkten häufig nicht die gleiche ist, aber die weitere Verfolgung der hier berührten Verhältnisse, die namentlich von de Vries schärfer ins Auge gefasst worden sind, führt doch noch zur Betrachtung einiger eigenthümlicher Wachsthumsphänomene, auf welche an dieser Stelle wenigstens kurz hingewiesen werden muss.

Es ist nämlich eine sehr beachtenswerthe Erscheinung, dass, während die Cotyledonen der Keimpflanzen oft über der Erde ausgebreitet sind, und

---

[1]) Veränderungen der Dehnung der gespannten Zellschichten können namentlich bedingt werden: 1. durch Schwankungen der Turgorkraft; 2. durch Veränderungen der Dehnbarkeitsverhältnisse der gespannten Zellschichten; 3. durch Veränderungen der Elasticitätsverhältnisse derselben; 4. durch Veränderungen des Filtrationswiderstandes derselben.

die Plumula in Folge dessen aus dem Boden hervorragt, die Ansatzstellen der Cotylen sowie der aus der Knospe hervorgegangenen Blätter später im Boden versteckt sind. Es müssen die Pflanzen also nachträglich in den Boden hineingeschoben werden, und dies geschieht durch die im Pflanzenreich sehr allgemein verbreitete Wurzelcontraction. Diese Verkürzung der Wurzeln, welcher eine erhebliche biologische Bedeutung zukommt, ist neuerdings eingehend von de Vries[1]) studirt worden. Er constatirte zunächst die Erscheinung an der Hauptwurzel des Klees und der Rübe. Die Pflanzen, deren Wurzeln mit Marken versehen waren, wurden einige Wochen lang mit Hülfe der Methode der Wassercultur cultivirt. Wiederholte Messungen ergaben, dass die Verkürzung an den Wurzeln in dieser Zeit 10—20 % betrug.

Werden nicht zu alte Wurzeln der verschiedensten Pflanzen mit Wasser in Berührung belassen, so zeigt sich, dass alle Partialzonen derselben (mit Ausnahme der noch in die Länge wachsenden Theile der Wurzelspitzen) eine Verkürzung erleiden. Dabei nimmt aber das Volumen der Wurzeln, wie de Vries ausdrücklich bemerkt, zu. Wenn die völlig turgescirenden Wurzeln nachträglich unter Benutzung geeigneter Salzlösungen in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, so erschlaffen sie, aber verlängern sich.

Unsere Erörterungen über den Turgor haben zu dem Resultat geführt, dass die Zellen durch das Zustandekommen des Turgors eine Volumenvergrösserung erfahren müssen. Dieser Satz besitzt ganz allgemeine Gültigkeit; er gilt nicht allein für die Zellen der Stengel oder Blätter, sondern ebenso für die contraktilen Wurzelzellen. Um so merkwürdiger ist es, dass diese letzteren sich, im Gegensatz zu anderen Zellen, bei der Wasseraufnahme verkürzen und bei einem Wasserverlust verlängern. Diese auf den ersten Blick vielleicht unverständlichen Phänomene lassen sich aber dennoch leicht allgemeinen Gesichtspunkten unterordnen, wie schon die Thatsache der Volumenvergrösserung contraktiler Zellen in Folge von Wasseraufnahme vermuthen lässt. Verkürzen sich nämlich diese Zellen, indem sie turgesciren, so wächst ihr Durchmesser. In allen turgescirenden Pflanzenzellen findet eine Dehnung der dehnbaren Zellschicht unter dem Einfluss der Turgorkraft statt. Bei den sich streckenden Zellen fällt das Maximum der durch den Zellinhalt hervorgebrachten Dehnung dieser Zellschichten in Folge ihrer Beschaffenheit mit der Achse der Zellen zusammen; den contraktilen Zellen fällt dagegen in dieser Richtung das Minimum der Dehnung zu, und sie dehnen sich daher bei der Wasseraufnahme in der Querrichtung aus, verkürzen sich aber in der Längsrichtung, gleich wie ein Kautschukstreifen, wenn er in einer Richtung ausgedehnt wird, sich in der darauf senkrechten Richtung contrahirt.

Unter Berücksichtigung der Resultate, die de Vries bei dem Studium der schnellen Contraction der Wurzelzellen in Folge der Wasseraufnahme

[1]) Vergl. H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 37.

erlangt hat, gelingt es nun auch, die langsame Contraction der Wurzeln, wie sie in der Natur thatsächlich zur Geltung kommt, zu verstehen. Diese Contraction ist, da sie zu Volumenveränderungen der Pflanzentheile führt, die nicht wieder rückgängig gemacht werden können, als eine Wachsthumserscheinung aufzufassen, und da die Dehnung der dehnbaren Zellschichten durch den Turgor als eine Vorbedingung des Wachsthums aufzufassen ist, so müssen Zellen, deren gespannte Schichten in der Querrichtung weniger widerstandsfähig als in der Längsrichtung sind, auch in der ersteren lebhafter als in der letzteren wachsen. Ein schwaches Wachsthum in der Längsrichtung mag wohl bei den contraktilen Zellen erfolgen; es ist dasselbe aber auf jeden Fall nicht lebhaft genug, um die durch die eigenthümliche Vertheilung der Dehnbarkeit in den gespannten Zellschichten bedingte Verkürzung auszugleichen.

Am Schlusse dieses Paragraphen ist es noch erforderlich, einige Worte über die viel besprochenen sogen. anorganischen Zellen Traube's[1]) zu sagen, um dem Leser zu zeigen, welchen Werth das Studium derselben für die Wachsthumsphysiologie besitzt. Wird ein Tropfen des Körpers A in die Lösung des Körpers B gebracht und entsteht nun im Umfange des Tropfens ein Niederschlag, dessen Interstitien kleiner als die Moleküle seiner Componenten sind, so muss jener Niederschlag Membranform annehmen. Solche Niederschlagsmembranen kann man z. B. herstellen, indem man einen Tropfen des sogen. β-Leims (gewonnen durch längeres Kochen gewöhnlichen Leims) in eine Lösung von Gerbstoff (Tannin) einträgt, oder indem man einen Tropfen concentrirter Kupferchloridlösung (bequemer kleine Stückchen festen Kupferchlorids) in verdünnte Ferrocyankaliumlösung bringt. Nachdem die Niederschlagsmembranen von gerbsaurem Leim oder Ferrocyankupfer entstanden sind, zieht der Inhalt der künstlichen Zellen (Leim in einem, Kupferchlorid im anderen Falle) Wasser von aussen an. Der Zellinhalt übt einen immer lebhafter werdenden Druck auf die ihn umschliessende und dehnbare Membran aus, so dass die Zelle alsbald lebhaft turgescirt. Trotzdem die Moleküle der Membranogene relativ gross sind, so vermögen sie dennoch unter besimmten Umständen in die Interstitien der Niederschlagsmembranen einzudringen; es ist nämlich nur erforderlich, dass dieselben unter dem Einflusse der Turgorkraft hinreichend gedehnt werden. Geschieht dies, so treten z. B. in die Membranen von Ferrocyankupfer von der einen Seite Kupferchloridmoleküle, von der anderen aber Ferrocyankaliummoleküle ein, aber diese Moleküle vereinigen sich in den Interstitien, da, wo sie auf einander treffen, sofort zur Bildung von Ferrocyankupfer, und dadurch wird das Flächenwachsthum der Niederschlagsmembranen ermöglicht.

Das Studium des Verhaltens der künstlich hergestellten Niederschlagsmembranen ist unzweifelhaft für die Pflanzenphysiologie von hohem Werth,

[1]) Vergl. Traube, in Reichert und du Bois Archiv f. Anatomie, Physiol. und wissenschaftl. Medicin. 1867. pag. 87.

und zumal ist dasselbe für das Verständniss osmotischer Processe in den Pflanzenzellen von Bedeutung. Traube glaubt sogar, dass die Wachsthumserscheinungen seiner sogen. anorganischen Zellen vollkommene Analogie zu den Wachsthumsphänomenen der pflanzlichen Zellen darbieten, aber gegen eine solche Anschauung lassen sich ganz gewiss ernste Bedenken geltend machen.[1])

Traube betrachtet nämlich die Cellulosemembran der Zellen selbst als eine Niederschlagsmembran; als Membranogene werden von ihm aber bestimmte Bestandtheile des Protoplasma einerseits, sowie der atmosphärische Sauerstoff andererseits angesehen. Diese Körper sollen, wenn die Interstitien der Haut unter dem Einfluss der Turgorkraft hinreichend erweitert sind, in dieselben eindringen und, indem sie einen Niederschlag von Zellstoff erzeugen, das Flächenwachsthum der Membran herbeiführen. Dieser Auffassung gegenüber lässt sich aber anführen: 1. Wir wissen nicht, ob die Cellulosemembran wirklich eine Niederschlagsmembran im Sinne Traube's ist. 2. Traube's Niederschlagsmembranen besitzen einen sehr hohen Filtrationswiderstand, während derjenige der Zellhaut sehr gering ist, weshalb die Pflanzenzellen nur dann lebhaft turgesciren, wenn ihre Zellhaut auf der Innenseite mit einem Protoplasmabeleg, dem in der That ein hoher Filtrationswiderstand eigenthümlich ist, ausgekleidet wird. 3. Stimmt man Traube bei, so würde es complicirter Hypothesen bedürfen, um das Zustandekommen der normalen Athmung der Pflanzen zu erklären, denn Traube's Niederschlagsmembranen sind für die Membranogene impermeabel, wärend der Sauerstoff doch unzweifelhaft im Stande ist, die Zellhaut nach verschiedenen Richtungen hin zu passiren.

Ich bin durch reifliche Ueberlegung zu der Ansicht geführt worden, dass die Cellulosemembranen der Pflanzenzellen überhaupt gar keine Niederschlagsmembranen im Sinne Traube's repräsentiren, und dass das Flächenwachsthum jener ersteren daher auch in wesentlich anderer Weise wie dasjenige der letzteren erfolgt.

§ 10. **Das Dickenwachsthum der Zellhäute und das Wachsthum der Stärkekörner.** Während Nägeli alle Wachsthumsphänomene, auch das Dickenwachsthum der Zellhäute sowie das Wachsthum der Stärkekörner, als durch Intussusceptionsvorgänge vermittelte betrachtete, sind in neuester Zeit Bedenken gegen eine derartige allgemeine Bedeutung der Intussusception geltend gemacht worden.

Mit Bezug auf das Wachsthum der Stärkekörner haben sich lange Zeit hindurch jene Anschauungen, welche Nägeli in einem grundlegenden Werke der Pflanzenphysiologie ausgesprochen hatte[2]), der allgemeinen Anerkennung erfreut. Die anfangs kugeligen, später mannigfaltige Formen zeigenden Amylumkörner wachsen nach Nägeli immer durch Intussus-

[1]) Vergl. auch Sachs, Botan. Zeitung, 1878, pag. 308; Traube, ebendaselbst, pag. 241 und 657; Godlewski, Botan. Zeitung, 1879, pag. 115.

[2]) Vergl. Nägeli, Stärkekörner. pag. 213.

ception, niemals durch Apposition. Als eine der wesentlichsten Thatsachen, welche diese Ansicht rechtfertigen sollen, wird von Nägeli diese geltend gemacht, dass die äusserste Schicht der Stärkekörner nach seinen Beobachtungen stets dicht und wasserarm ist. Würde das Wachsthum durch Apposition erfolgen, so müsste die äusserste Schicht der Körner, da die letzteren nach Nägeli aus dichten und weichen Schichten zusammengesetzt sind, bald eine dichte, bald eine weiche Beschaffenheit besitzen. Beim Wachsthum der Stärkekörner dringen immer neue Mengen zur Stärkebildung geeigneter Substanzen in dieselben ein, lagern sich zwischen die bereits vorhandenen Micellen ein oder schlagen sich auf die vorhandenen Micellen nieder und vergrössern diese dadurch. Ausserdem treten Differenzirungsprozesse in den Körnern auf, die zur Bildung der dichten sowie weichen Schichten derselben führen.

Der Lehre von dem Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception ist neuerdings Schimper[1]) entgegengetreten. Er stützt seine Ansicht, nach welcher die in Rede stehenden organisirten pflanzlichen Gebilde durch Apposition wachsen sollen, namentlich auf die folgende Beobachtung: In manchen im lebhaften Wachsthum begriffenen Zellen trifft man Stärkekörner an, die, weil ihre Substanz theilweise für den Zweck des Wachsthums verwerthet wird, ein corrodirtes Aussehen zeigen, d. h. unregelmässig gelappt, zuweilen sogar durchlöchert erscheinen. Hört das Wachsthum der Zellen später auf, so bleiben die corrodirten Körner erhalten; sie umgeben sich aber mit weiteren Mengen von Stärkesubstanz, sie wachsen, und die jetzt entstehenden peripherischen Theile der Körner zeigen normale Schichtungserscheinungen. Die Beobachtungen wurden an den reifenden Cotyledonen von *Vicia faba*, *Phaseolus* etc. gemacht, und die Resultate derselben werden von Schimper als Beweise für das Appositionswachsthum der Amylumkörner angesehen. Der genannte Autor sucht weiter auch die Phänomene der Schichtenbildung der Stärkekörner sowie des excentrischen Wachsthums derselben mit seiner Theorie in Einklang zu bringen. Die Appositionslehre hat in ihren allgemeinen Grundlagen sowie in ihrer speciellen Anwendung auf das Wachsthum der Stärkekörner der Irisrhizome kürzlich von A. Meyer[2]) eine wesentliche Erweiterung erfahren, und man muss in der That zugestehen, dass der Appositionstheorie der Hauptsache nach die Zukunft gehört. Ich bin der Ansicht, dass das Material zur Stärkebildung durch Dissociation der physiologischen Elemente der Stärkebildner oder Chlorophyllkörper gewonnen wird (vergl. pag. 198), und bemerke hier noch, dass eine solche Ansicht auch schon von Sachs und Strasburger ausgesprochen worden ist. Der letztere Forscher vertheidigt ebenfalls die Appositionstheorie sehr lebhaft.

Ebenso geht aus den werthvollen Untersuchungen von Schmitz[3]) und

---

[1]) Vergl. Schimper, Botanische Zeitung. 1881. No. 12.

[2]) Vergl. A. Meyer, Botanische Zeitung. 1881. No. 51.

[3]) Vergl. Schmitz, Sitzungsber. d. niederrheinischen Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde. 1880. Sitzung v. 6. December.

zumal aus denjenigen Strasburger's[1]) hervor, dass das Dickenwachsthum der Zellmembranen nicht durch Intussusception, sondern durch Apposition vermittelt wird, und ich weise den Leser hier namentlich auf die Angaben des zuletzt genannten Forschers über das Zustandekommen der Wandverdickungen der Gefässe und über die Entwickelung der Pollenkörner hin (l. c., pag. 76 und 86).

§ 11. Das Verhältniss des Wachsthums zur Zelltheilung. Wenn man das Verhalten der Zellen in verschiedenen Regionen eines Pflanzentheils verfolgt, so zeigt sich, dass die Zellen des Vegetationspunktes in sehr lebhafter Theilung begriffen sind, dagegen ein nur schwaches Flächenwachsthum erfahren. Es folgt darauf eine Region, deren Zellen umgekehrt vor allem Flächenwachsthum erkennen lassen, sich aber nur wenig theilen. Endlich folgen Zellen, deren Wachsthum wesentlich auf Verdickung der Membranen beschränkt ist. Uebrigens braucht das Wachsthum eines Pflanzentheiles nicht immer an dessen Spitze zu erfolgen; es können auch eingeschaltete oder intercalare Vegetationszonen vorhanden sein, d. h. solche, die zwischen bereits fertigen Gewebemassen liegen. Solche intercalare Vegetationszonen finden sich z. B. bei *Phaseolus* an der Spitze der einzelnen Internodien. Viele Blätter sowie die Internodien der Gräser etc. sind aber durch den Besitz intercalarer Vegetationszonen an ihrer Basis ausgezeichnet. Die Zellen der intercalaren Vegetationszonen verhalten sich ähnlich wie diejenigen der eigentlichen Vegetationspunkte an den Spitzen der Pflanzenorgane und liefern wie diese die Elemente zur Bildung der verschiedenartigsten Gewebe des Pflanzenkörpers.

Was die Theilung der Pflanzenzellen anbelangt, so interessiren uns die in neuerer Zeit von Strasburger und anderen Forschern eingehend studirten dabei zur Geltung kommenden morphologischen Verhältnisse an dieser Stelle nicht: dagegen kann die Frage nach der Beziehung zwischen dem Wachsthum und der Zelltheilung nicht ganz umgangen werden. Manche Zellen höherer Gewächse, z. B. die Milchzellen von *Euphorbia* theilen sich niemals, obgleich sie ein sehr ausgiebiges Wachsthum erfahren. Es giebt sogar Pflanzen (Siphoneen), welche nur aus einer einzigen, lebhaft wachsenden und reich gegliederten Zelle bestehen. Wenn eine theilungsfähige Zelle sich thatsächlich theilen soll, so muss sie zunächst wachsen, und aus alledem geht, wie zumal Sachs[2]) in neuerer Zeit mit besonderem Nachdruck betont hat, hervor, dass die Theilung nicht als primäres, sondern als ein secundäres Moment bei der Entwickelung der Zellen aufzufassen ist, und dass sogar Wachsthum der Zellen ohne Theilung derselben nicht allein denkbar ist, sondern wirklich in der Natur vorkommt. In den meisten Fällen folgt allerdings dem Wachsthum der Zellen eine Theilung derselben, aber diese Theilung ist nicht die Ursache des Wachsthums,

[1]) Vergl. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum d. Zellhäute. 1882.

[2]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 47 und 196.

sondern die Fächerung der Pflanzenorgane durch Zelltheilungen ist im Gegentheil der Hauptsache nach dem Wachsthum derselben untergeordnet.

Die Art und Weise, in welcher sich die Fächerung des Innenraumes eines wachsenden Pflanzentheiles durch Zelltheilung dem Wachsthum anschliesst, wird, wie Sachs in seinen beiden soeben citirten Abhandlungen mit allem Nachdruck betont, wesentlich durch das von diesem Forscher begründete Princip der rechtwinkeligen Schneidung beleuchtet. Wenn nach erfolgtem Wachsthum der Zellen Theilungsvorgänge stattfinden, so zeigt sich wenigstens in der Regel, dass die bei der Zelltheilung neu entstehenden Wände in einem rechten Winkel auf die schon vorhandenen Wände treffen.[1])

Viertes Kapitel.

Die Gewebespannung.

§ 12. Begriffsbestimmung. Wird ein langer Holzcylinder in einen unten geschlossenen kurzen Kautschukschlauch, den er ausfüllt, hineingesteckt, und wird der letztere nun so weit gedehnt, dass er über das obere Ende des Holzcylinders hinausragt und hier zugebunden werden kann, so hat man ein gespanntes System hergestellt. Der Kautschukschlauch hat vermöge seiner Elasticität das Bestreben, sich zusammenzuziehen; es ist aber das Zustandekommen einer irgendwie beträchtlichen Contraction nicht möglich, da der Schlauch durch den Cylinder, mit dem er verbunden, daran verhindert wird, sich erheblich zu verkürzen. Es kann in unserem Fall höchstens eine ganz geringfügige Zusammenziehung des Kautschukschlauches eintreten, da derselbe auf den Holzcylinder einen Druck ausübt und diesen in Folge dessen comprimirt. Bei der relativ geringen Compressibilität des Holzes kann die Verkürzung des Holzcylinders aber keinen hohen Werth erreichen. In unserem System wird der Kautschukschlauch also durch den Holzcylinder gedehnt; der letztere aber durch den ersteren comprimirt. Es ist eine Spannung und eine Gegenspannung vorhanden. Diejenigen Elemente eines Spannungssystems, welche andere Elemente desselben Systems dehnen, selbst aber comprimirt und in ihrem Ausdehnungsbestreben gehindert werden, bezeichnet man als activ oder positiv gespannte. Die Elemente aber, welche andere Elemente comprimiren, selbst gedehnt und in ihrem Contractionsbestreben gehindert sind, müssen als passiv oder negativ gespannte aufgefasst werden. In unserem System ist der Holzcylinder also activ oder positiv, der Kautschukschlauch passiv oder negativ gespannt.

---

[1]) Es sei hier noch erwähnt, dass auch bei den Zellen sehr niedrig stehender Organismen den Theilungsvorgängen das Wachsthum vorausgeht. Neuerdings hat Brefeld (Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze, 1881, pag. 4) z. B. gezeigt, dass die Zellen des *Bacillus subtilis* vor jeder Theilung (bei 17° R. verging von einer Theilung bis zur nächsten eine Zeit von 5/4 Stunden) lebhaft wachsen.

In einem sich in Ruhe befindenden Spannungssystem müssen die Spannung sowie die Gegenspannung sich das Gleichgewicht halten, sie müssen gleich sein. In unserem Falle suchen sich also die Kautschuktheilchen mit derselben Kraft zusammenzuziehen, mit welcher die Holztheilchen sich von einander zu entfernen streben.

Wird die Verbindung zwischen den Elementen eines Spannungssystems aufgehoben, in unserem Falle also der Kautschukschlauch von dem Holzcylinder losgebunden, so tritt Spannungsausgleichung ein. In Folge dessen muss sich das vorher positiv gespannte Element (Holzcylinder) ausdehnen, während das seither negativ gespannte Element (Kautschukschlauch) eine Verkürzung erfährt.

Die Dimensionsänderungen, welche die Elemente eines Spannungssystems in Folge der Isolirung erfahren, können uns nur unter bestimmten Voraussetzungen Anhaltspunkte zur Beurtheilung der in dem unversehrten System herrschenden Spannungsintensität gewähren, dagegen geben sie keinen Aufschluss über die Spannungsintensität der einzelnen Elemente eines Spannungssystems. Wenn sich der Kautschukschlauch nach dem Isoliren sehr erheblich zusammenzieht, während das Holz eine nur geringfügige Ausdehnung erfährt, so beweist dies Verhalten nicht, dass ersterer stark, letzteres schwach gespannt war. Beide Elemente müssen in Verbindung mit einander gleich energisch gespannt gewesen sein, und die Dimensionsänderungen, welche sie nach dem Isoliren erfahren, werden durch ihre eigenthümlichen Dehnbarkeits-, Compressibilitäts- sowie Elasticitätsverhältnisse bedingt. Die Dimensionsänderungen, welche die einzelnen Gewebemassen von Pflanzentheilen nach dem Isoliren zeigen, sind ebenso nicht dazu geeignet, uns Aufschluss über die Spannungsintensität der Gewebe zu verschaffen. Wird z. B. das Mark und das Holz etwas älterer, noch nicht ausgewachsener Internodiën isolirt, so dehnt sich jenes stark aus, dieses zieht sich aber wenig zusammen, trotzdem Spannung sowie Gegenspannung im unversehrten Internodium gleiche Grösse besessen haben müssen.

§ 13. Grundursachen der Spannungserscheinungen der Pflanzen.[1]) a) Die Imbibition. Da in der Pflanze Gewebemassen vorhanden sind (zumal solche, welche zum grössten Theil aus dickwandigen Zellen, getüpfelten Holzzellen oder Holzgefässen bestehen), die in Folge von Imbibitionsprocessen oder Austrocknungsvorgängen bedeutendere Volumenveränderungen erleiden können, während andere Gewebe dazu nicht in dem nämlichen Maasse befähigt sind, so ist damit die Ursache für das Zustandekommen einer energischen Gewebespannung in den Pflanzen gegeben. Solche Spannungszustände existiren z. B. zwischen dem mit Wasser imbibirten Holzkörper und der Rinde der Bäume.

Es zeigt sich übrigens häufig, dass an Pflanzentheilen, deren einzelne Gewebeelemente verschiedene Imbibitionsfähigkeit besitzen, oder deren Ge-

[1]) Vergl. über das Folgende Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 757.

webeelemente sich solchen Ursachen gegenüber, welche einen Wasserverlust herbeiführen, nicht gleichartig verhalten, zunächst Spannungen und schliesslich Ausgleichung der Spannungsverhältnisse hervortreten. Diese letztere führt oft das Zustandekommen energischer Kraftäusserungen sowie das Hervortreten von Bewegungserscheinungen herbei, und ich brauche zur Illustration des Gesagten nur auf die Phänomene des Aufspringens der Sporangien, Antheren, vieler Früchte und auf die Bewegungserscheinungen hinzuweisen, welche die Involucralblätter des Blüthenstandes der Carlinaarten in Folge einer Wasseraufnahme oder Wasserabgabe zeigen.[1])

b) Der Turgor. Wenn die Elemente eines Gewebes ihren protoplasmatischen Inhalt verloren haben, oder wenn ihre Membranen gar mit wirklichen Löchern versehen sind, so ist natürlich das Zustandekommen des Turgors in den Zellen ausgeschlossen. Die active Betheiligung der turgorlosen Gewebe an der Gewebespannung wird somit nur durch Imbibitionsprocesse vermittelt werden können. Dagegen besitzt der Turgor für die Spannungszustände jugendlicher Pflanzentheile eine hohe Bedeutung. In jeder turgescirenden Zelle besteht schon eine Spannung zwischen dem Inhalt und den gedehnten Schichten des Protoplasma sowie der Cellulosemembran. Ersterer befindet sich im Zustande activer oder positiver, letztere im Zustande passiver oder negativer Spannung.

Sind solche Zellen, welche zu turgesciren vermögen, mit einander verbunden, so können bedeutende Spannungen hervorgerufen werden. Legt man welke Internodien in Wasser, so nimmt das Mark derselben die Flüssigkeit schnell auf; die Zellen desselben turgesciren stark und suchen sich so lange auszudehnen, bis ihrem Dehnungsstreben durch die Elasticität der peripherischen Gewebemassen des Internodiums das Gleichgewicht gehalten wird, und nun lässt sich das Vorhandensein einer lebhaften Gewebespannung leicht constatiren. Ein längsgespaltener Stengel von *Taraxacum officinale* rollt sich, in Wasser gelegt, spiralig ein. Die Aussenseite wird concav, da das Markparenchym viel lebhafter turgescirt als die Rinde und die Epidermis. Im unverletzten Stengel von *Taraxacum* muss Wasseraufnahme also eine sehr hohe Spannung zwischen den centralen und peripherischen Gewebemassen hervorrufen.

c) Das Wachsthum. Dass das Wachsthum überhaupt von Einfluss auf die Spannungszustände in der Pflanze sein muss, leuchtet von selbst ein, obgleich eine detaillirte Behandlung der bezüglichen Verhältnisse mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Wenn z. B. die Zellmembran einer turgescirenden Zelle durch Intussusception wächst, so wird die Turgorspannung mehr oder minder ausgeglichen, und wenn von zwei mit einander verbundenen Geweben das eine lebhafter als das andere wächst, so müssen

[1]) Es sei hier noch bemerkt, dass auch in ein und derselben Zellmembran, die aus Schichten von verschiedener Imbibitionsfähigkeit besteht, Spannungen zur Geltung kommen können. Solche Schichtenspannungen können sich z. B. auch in einem Stärkekorn zeigen.

dadurch die Spannungszustände der Gewebe natürlich wesentliche Veränderungen erfahren.[1])

§ 14. **Die Erscheinungen der Gewebespannung. — a) Die Längsspannung.** Es gelingt durch die einfachste Beobachtung den Nachweiss dafür beizubringen, dass zwischen den Geweben wachsender Pflanzentheile eine energische Längsspannung, d. h. eine Spannung parallel der Wachsthumsachse der Organe existirt[2]). Bestimmt man z. B. die Länge eines Internodiums, trennt man dann die einzelnen Gewebemassen desselben mit Hülfe eines scharfen Messers von einander, ohne den Pflanzentheil zu zerren, und misst man jetzt die Länge der isolirten Gewebe, so ergiebt eine Vergleichung der gewonnenen Resultate, dass die einzelnen Gewebeschichten keineswegs die nämlichen Dimensionen wie das unversehrte Internodium besitzen. Das isolirte Mark ist ganz allgemein länger als das unversehrte Internodium, während dagegen in der Regel die Epidermis, die gesammten Rindenschichten sowie das Holz eine Verkürzung erfahren. Das Mark muss daher im unverletzten Stengeltheil im Zustande activer, Epidermis, Rinde und Holz müssen dagegen im Zustande passiver Spannung vorhanden gewesen sein.

Die peripherischen Gewebemassen erfahren übrigens beim Isoliren keineswegs sämmtlich die nämliche Verkürzung. Die Epidermis verkürzt sich am meisten, Rinde sowie Holz weniger, und es ist nach der Isolirung im Allgemeinen.

$$E < R < H < M > H > R > E.$$

Im unversehrten Internodium ist jede Gewebeschicht gegen die nächst innere passiv, gegen die nächst äussere activ gespannt.

Seither ist allein auf die Spannungszustände der Internodien Rücksicht genommen, aber es muss bemerkt werden, dass ebenso in anderweitigen Pflanzentheilen Gewebespannung herrscht. So ist z. B. die Existenz einer beträchtlichen Längsspannung zwischen den Geweben vieler Blattstiele (zumal derjenigen von *Rheum* sowie *Philodendron*) nachgewiesen. Auch die Wurzeln zeigen eigenthümliche Spannungserscheinungen[3]), und ebenso bestehen Spannungen zwischen den äusseren und inneren Schichten des Hyphengewebes der grossen Hutpilze.

Sehr beachtenswerth ist die Thatsache, dass in den ganz jugendlichen Theilen der Pflanzen (Wurzel- sowie Stengelspitzen) keine Spannungen existiren, dass dieselben in lebhaft in die Länge wachsenden Pflanzentheilen

[1]) Es muss beachtet werden, dass diese Veränderungen der Spannungszustände wieder eine Rückwirkung auf den Wachsthumsprozess ausüben.

[2]) Die Erscheinungen der Gewebespannung sind zuerst von Dutrochet (vergl. mémoires pour servir à l'hist. etc. 1837) specieller untersucht worden, und Hofmeister Sachs sowie Kraus haben dem Gegenstande dann zumal weitere Aufmerksamkeit gewidmet. Vergl. Hofmeister. Berichte d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1859 u. 1860. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie u. Lehrbuch d. Botanik. Kraus. Botan. Zeitg. 1867.

[3]) Vergl. H. de Vries. Landwirthschl. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 41.

bedeutende sind, und dass die Spannungen schliesslich wieder verschwinden. Aus einigen Angaben von Kraus berechnen sich z. B. für die Längsspannung von Internodien die in der folgenden Tabelle angegebenen Werthe:

Pflanze.	Nummer des Internodiums (I das jüngste).	Längsänderung der isolirten Gewebe in pCt. des ganzen Internodiums. Epidermis.	Rinde.	Holz.	Mark.
Sambucus nigra . . .	I		— 3,1	0,0	0,0
	II		— 1,5	— 1,0	+ 6,4
	III		— 1,6		+ 6,5
	IV		— 1,6	+ 0,3	+ 6,1
	V		— 0,2	+ 0,2	+ 0,7
	VI		— 0,5	— 0,5	+ 0,1
Helianthus tuberosus	I—IV	— 4,3	— 1,7		+ 6,8
	V—VI	— 1,7	— 0.0		+ 6,8
	VI—VII	— 0,9	— 0,4		+ 4,4
	VIII	— 0,5	- 0,0		+ 3,2
	IX—XI	— 0,0	+ 0,9		+ 2,0.

Wenngleich wir heute noch keineswegs im Stande sind, die Ursachen der hier in Rede stehenden Phänomene im Einzelnen genau anzugeben, so verdienen doch die folgenden Bemerkungen zur Deutung der in der vorstehenden Tabelle mitgetheilten Angaben einige Beachtung. Die Spannungsverhältnisse können natürlich erst dann in ausgeprägter Weise hervortreten, wenn es zu einer Differenzirung der Gewebe gekommen ist. Die Zellen des Markes turgesciren in Folge der Beschaffenheit ihres Inhaltes sowie ihrer Membranen unzweifelhaft weit lebhafter als die Zellen anderer Gewebe, wie dies bereits im vorigen Paragraphen unter b hervorgehoben worden ist, und schon dadurch, zumal aber durch das lebhaftere Wachsthum des Markes, welches in genauer Beziehung zu seinen eigenthümlichen Turgorverhältnissen steht, müssen die mit dem Mark verbundenen im jugendlichen Zustande sehr dehnbaren peripherischen Gewebe beträchtliche Zerrungen erfahren, während dieselben ihrerseits das Mark an seinem Ausdehnungsstreben zu verhindern suchen. Wenn nun mit fortschreitendem Alter der Internodien die Cuticularisirung der Epidermis immer weitere Fortschritte macht, und die das Mark umgebenden Gewebe mehr und mehr verholzen, so müssen die Widerstände, welche das Mark zu überwinden hat, fortdauernd grössere werden, und schliesslich kann das Mark dieselben gar nicht mehr überwinden. Das Mark wird sehr energisch comprimirt, die Zellen desselben verlieren ihren Turgor, sie geben ihr Wasser an benachbarte Gewebemassen ab und füllen sich mit Luft. Damit ist aber die Hauptursache der Längsspannung, die Ausdehnung des Marks durch Turgor und Wachsthum, aufgehoben, und die Spannung selbst verschwunden.

In den ausgewachsenen Internodien und Blattstielen ist die Längsspannung gewöhnlich aufgehoben. Nur zuweilen bleibt sie noch bestehen, und dies lässt sich namentlich bei der Untersuchung der Bewegungsorgane der periodisch beweglichen und reizbaren Blätter der Papilionaceen, Mi-

moseen sowie Oxalideen etc. constatiren. Ich komme später auf die bezüglichen Verhältnisse zurück.

b) Die Querspannung. Wenn das Mark bei dem Zustandekommen der Längsspannung comprimirt wird, so muss dasselbe natürlich in der Längsrichtung eine Verkürzung, in der Querrichtung aber eine Ausdehnung erfahren. Die peripherischen Gewebemassen (Holz, Rinde) müssen im Gegentheil in Folge der passiven Dehnung, welcher sie ausgesetzt sind, eine Verminderung ihres Gesammtumfanges erleiden. Diese einfachen Ueberlegungen lehren, dass in solchen Organen, in denen Längsspannungen bestehen, zugleich Querspannungen existiren, der Art nämlich, dass die in ihrer Ausdehnung in die Länge behinderten Gewebe (Mark) sich in querer Richtung, zu vergrössern bestreben, also activ gespannt sind, und die peripherischen Gewebe somit in der nämlichen Richtung passiv dehnen.[1])

In lebhaft wachsenden Pflanzentheilen kann demnach neben der Längsspannung zugleich eine Querspannung vorhanden sein. Wenn das Längenwachsthum aufhört, so erlischt damit auch die Längsspannung; die Querspannung tritt dagegen in den nunmehr allein in die Dicke wachsenden und zu ausgiebiger Holzbildung befähigten Pflanzentheilen erst recht deutlich hervor. Dabei ist aber wohl zu beachten, dass die Ursachen der Querspannung jetzt wesentlich andere wie früher geworden sind, was schon von vornherein deutlich aus dem Umstande erhellt, dass nunmehr die Längsspannung, welche das Zustandekommen der Querspannung seither bedingte, ja nicht mehr vorhanden ist.

Wenn das Dickenwachsthum der Stämme unter Vermittelung des Cambiums beginnt, so müssen die Elemente der primären Rinde sowie der Epidermis in peripherischer Richtung gedehnt werden. Ueberdies erfahren die auf der Aussenseite des Cambiumringes erzeugten Phloëmelemente eine passive Dehnung durch das auf der Innenseite des Cambiumringes entstehende Holz, da die Zellen desselben in tangentialer Richtung stärker wachsen, als diejenigen des Bastes. Die peripherischen Gewebemassen sind aber nicht allein dehnbar, sondern zugleich elastisch und üben, indem sie sich zusammenzuziehen suchen, einen Druck auf die centralen Gewebe der Stammgebilde aus. Wenn mit zunehmendem Alter die Bildung des Periderms sowie der Borke erfolgt, und das Holz zugleich eine bedeutendere Mächtigkeit erlangt, so muss die Spannungsgrösse offenbar eine fortschreitend erheblichere werden. Das Hautgewebe setzt der Dehnung, welche dasselbe in peripherischer Richtung erfährt, jetzt einen sehr bedeutenden Widerstand

[1]) Ich gehe auf die hier berührten, seither wenig studirten Verhältnisse nicht specieller ein, nur sei noch bemerkt, dass das Bestreben der Markzellen sich quer zu erweitern, nicht immer durch die peripherischen Gewebemassen behindert, sondern in manchen Fällen sogar unterstützt wird. Wenn diese letzteren in der Richtung der Peripherie lebhafter als das Mark wachsen, so zerren sie die Elemente desselben in radialer Richtung, und auf diese Weise wird das Hohlwerden noch wachsender Internodien sowie Blattstiele hervorgerufen.

entgegen und übt demnach auch einen starken Druck in radialer Richtung auf die centralen Gewebe des Stammes (Phloëm, Cambium und Xylem) aus. Die Thätigkeit des entwickelten Holzes bei dem Zustandekommen der Querspannung ist bis zu einem gewissen Grade mit derjenigen des Markes bei der Längsspannung zu vergleichen. Beide Gewebemassen haben das Bestreben sich auszudehnen und üben daher einen Druck oder Zug auf die mit ihnen verbundenen Gewebe aus. Aber während die eigenthümlichen Functionen des Markes vor allem auf Turgor- sowie Wachsthumsverhältnisse zurückgeführt werden müssen, leuchtet es von vornherein ein, dass das Ausdehnungsbestreben des Holzes insbesondere durch Imbibitionsvorgänge vermittelt wird. Dieser Unterschied ist von grosser Wichtigkeit und für die Beurtheilung der Spannungsverhältnisse in der Pflanze von principieller Bedeutung. Gewisse Elemente des Holzes, die Gefässe nämlich, können überhaupt gar nicht turgesciren; andere Elemente vermöchten sich, selbst wenn in ihnen Turgescenzerscheinungen zu Stande kämen, der Beschaffenheit ihrer Membranen wegen unter dem Einfluss hydrostatischen Druckes kaum in erheblichem Grade auszudehnen, so dass also als wesentliche Ursache des Ausdehnungsbestrebens fertiger Holzmassen allein das Imbibitionsvermögen derselben anzusehen ist.

Von der Existenz der Querspannung der Stengel und Stämme kann man sich leicht überzeugen, wenn man die einzelnen Gewebe einer Querscheibe derselben von einander trennt, indem man sie durch einen Längsschnitt spaltet und dann in Richtung der Peripherie von einander ablöst. Es zeigt sich dann, wofür Kraus in seiner citirten Abhandlung viele Beispiele anführt, dass die isolirten Hautgewebemassen eine Contraction erfahren. Dieselben müssen also im unversehrten Pflanzentheil im Zustande passiver Spannung vorhanden gewesen sein, während das Holz activ gespannt war.

Es ist angeführt worden, dass die Längsspannung ein und desselben Stengels nicht in sämmtlichen Regionen desselben die nämliche Grösse besitzen kann. Genau dasselbe ist bezüglich der Querspannung der Fall. Dies zeigt sich schon bei der Untersuchung einjähriger, stark in die Dicke wachsender Stämme (z. B. *Helianthus*). In der Nähe der Spitze solcher Stämme ist das Dickenwachsthum sehr gering, und in der Nähe der Basis wird in Folge des continuirlich wirkenden Druckes die Elasticitätsgrenze der peripherischen Gewebemassen allmählich überschritten, so dass das Maximum der Querspannung in einer mittleren Region der Stämme liegen muss. Sehr deutlich zeigt sich eine ähnliche Vertheilung der Spannungsintensität an solchen Pflanzen, deren Stämme zu ausgiebiger Borkenbildung befähigt sind. Wenn auf die Borke in Richtung der Peripherie ein lebhafter Druck von innen her geltend gemacht wird, so muss, da dieselbe in hohem Grade widerstandsfähig ist, eine sehr bedeutende Spannung resultiren. Schliesslich wird dieser Widerstand aber überwunden, die Borke reisst auf, und es erfolgt mindestens ein theilweiser Spannungsausgleich.

Etwas oberhalb der Stelle der Borkenabschuppung muss also am Stamme ein Maximum der Querspannung vorhanden sein, und nach unten sowie nach oben wird die Spannungsintensität abnehmen müssen.

§ 15. Die Veränderungen der Spannungsintensität. a) Der Einfluss des Wassers. Wenn man die Spannungsintensität eines Internodiums (gemessen an der Längsdifferenz zwischen dem unversehrten Pflanzentheil und den isolirten Geweben) feststellt und ein gleichalteriges Internodium der nämlichen Pflanzenspecies nach längerem Welken auf seine Spannungsintensität prüft, so ergiebt sich dieselbe für das letztere kleiner als für das erstere. Die benutzte Methode kann, sofern man nur mit gleichalterigen Internodien experimentirt, deren Gewebe ähnliche Dehnbarkeits- sowie Elasticitätverhältnisse besitzen, zu brauchbaren Resultaten führen, und es ergiebt sich also, dass Wasserverlust die Intensität der Längsspannung, auf welche es hier zunächst ankommt, deprimirt. Wasserzufuhr steigert die Spannungsintensität wieder. Bestimmt man die Länge isolirter Mark- und Epidermisstreifen vor sowie nach dem Welken, so zeigt sich, wie zumal Kraus fand, dass der Wasserverlust eine sehr bedeutende Verkürzung des Markes, aber eine relativ geringe Verkürzung der Epidermis zur Folge hat. Umgekehrt verlängern sich isolirte Markstreifen in Contact mit Wasser viel erheblicher als isolirte Epidermisstreifen.

Auch bezüglich der Querspannung ist es sicher, dass Wasserzufuhr die Intensität derselben steigert, Wasserverlust aber das Entgegengesetzte zur Folge hat. Wenn, wie es thatsächlich der Fall ist, der Holzkörper bei zunehmendem Wassergehalt seinen Umfang vergrössert, so muss schon dieses Moment eine Erhöhung der Spannungsintensität herbeiführen. Dazu kommt, dass die Rindenringe der Stämme, wie Kraus[1]) gezeigt hat, durch Wasserzufuhr zwar an Dicke zu-, an Länge aber abnehmend, einen gesteigerten Druck auf die centralen Gewebemassen ausüben müssen.

Alle diejenigen Ursachen, welche den Wassergehalt des Pflanzenkörpers steigern (Wasserzufuhr zum Boden, verminderte Transpiration etc.) bewirken demnach eine Erhöhung der Spannungsintensität, während ein Sinken des Wassergehaltes der Pflanzen den entgegengesetzten Erfolg herbeiführen muss.

b) Der Einfluss der Temperatur. Kraus hat bereits in seiner in der botanischen Zeitung vom Jahre 1867 über die Gewebespannung veröffentlichten Abhandlung gezeigt, dass die Temperaturverhältnisse von Einfluss auf die Intensität der Gewebespannung sind. Die Spannungsintensität sinkt namentlich bei Temperaturen unter 8° C., und bei solchen Wärmegraden soll die weiter unten zu erwähnende tägliche Periodicität der Gewebespannung nicht mehr zu constatiren sein. Kraus hat ferner nachgewiesen (vergl. seine in der letzten Anmerkung citirte Abhandlung

---

[1]) Kraus. Ueber d. Wasservertheilung in d. Pflanze. I. Abhandlung, pag. 65. Sonderabdruck aus d. Festschrift d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle. 1879.

pag. 50), dass Steigerung der Spannungsintensität durch höhere Temperatur keineswegs mit einer Zunahme des Gesammtwassergehaltes der Stämme Hand in Hand zu gehen braucht. Temperatursteigerung treibt Wasser aus dem Holz in die Rinde, und es kann schon dadurch eine Zunahme der Spannungsintensität bewerkstelligt werden.[1])

Unter Berücksichtigung der soeben angeführten Thatsachen erscheint es von vornherein als wahrscheinlich, dass die Intensität der Querspannung im Laufe eines Jahres Schwankungen unterliegen muss, und in der That sind solche constatirt worden. Es ist aber daran zu erinnern, dass die Veränderungen der Spannungsintensität keineswegs ausschliesslich als Folge des Temperaturwechsels aufzufassen sind, sondern dass sicher eine ganze Reihe verschiedener Faktoren bei dem Zustandekommen der jährlichen Spannungsperiode betheiligt sind, von denen die Temperaturverhältnisse allerdings in erster Linie maassgebend erscheinen. Im Winter ist die Spannungsintensität der niederen Temperatur wegen auf jeden Fall gering; mit dem Erwachen der Vegetation im Frühjahr und der damit Hand in Hand gehenden starken Quellung des Gewebes der Stämme steigt die Spannungsintensität bedeutend, um später, wenn der Holzkörper in Folge der mit der Enfaltung der Blätter immer lebhafter zur Geltung kommenden Transpiration wieder wasserärmer wird, auf's Neue zu sinken. Schliesslich erfährt die Spannungsintensität eine abermalige Erhöhung durch das bis zum Hochsommer anhaltende Dickenwachsthum der Stämme.[2])

c) Der Einfluss des Lichtes. Vom Standpunkte der heutigen Wachsthumspysiologie aus ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, dass die Intensität der Gewebespannung (Längs- sowie Querspannung) solcher Pflanzentheile, die unter sonst constanten äusseren Bedingungen wechselnden Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt werden, Schwankungen erfährt, die ihren Grund aber nicht allein in dem Vermögen der Lichtstrahlen haben, erwärmend zu wirken und eine Steigerung der Transpiration herbeizuführen, sondern deren Ursachen auch in anderen Verhältnissen zu suchen sind. Das Licht kann nämlich einen unmittelbaren Einfluss auf den Turgorzustand und damit auch auf das Wachsthum der gespannten Gewebe ausüben, woraus sich sofort eine Abhängigkeit der Intensität der Spannungen von den Beleuchtungsverhältnissen ableiten lässt.

Wir werden an anderer Stelle zeigen, dass Dunkelheit die Turgorausdehnung sowie das Wachsthum der Pflanzenzellen im Allgemeinen steigert, während die Lichtstrahlen in entgegengesetzter Weise auf die Zellen einwirken. Danach würde also Dunkelheit eine Erhöhung, Lichtzutritt aber eine Verminderung der Intensität der Gewebespannung zur

---

[1]) Specielle Begründung vergl. bei Kraus.

[2]) Vergl. Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 778 und H. de Vries, Flora, 1875. pag. 98.

Folge haben. Diese Anschauung, welche gewiss im Wesentlichen richtig ist, bedarf übrigens noch einer exacten experimentellen Begründung.[1])

d) Die tägliche Periodicität der Gewebespannung. Untersucht man die Intensität der Längs- sowie Querspannung der Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten, so ergiebt sich, dass dieselbe sich im Laufe von 24 Stunden keineswegs immer auf der nämlichen Höhe erhält. Die Spannungsintensität zeigt nämlich in den frühen Nachmittagsstunden ein Minimum, sie steigt dann bis zum frühen Morgen, erreicht ein Maximum, um endlich wieder zu sinken.

Kraus (vergl. botan. Zeitung, 1867, Beilage, pag. 28) fand z. B. für die Intensität der Querspannung eines älteren Stammes von *Sorbus aucuparia* im Laufe eines Tages folgende Werthe, welche die procentische Differenz zwischen dem Unfange des ganzen Stammes und der Länge der isolirten Rindenringe ausdrücken:

6 h. a. m.	9 h. a. m.	2 h. p. m.	5 h. p. m.
3,1	2,6	2,2	3,1.

Bei der Untersuchung der Querspannung von *Pyrus communis* ergaben sich folgende Werthe.

7 h. a. m.	10 h. a. m.	2 h. p. m.	5 h. p. m.	7 h. p. m.
6,0	4,9	4,2	4,0	5,8.

Bei dem Studium der täglichen Periodicität der Querspannung kann man die Rindenringe zu den verschiedenen Tageszeiten stets ein und derselben Region der Pflanzen entnehmen, wodurch die Genauigkeit der Untersuchungsresultate wesentlich erhöht wird. Die Ermittelung der Periodicität der Längsspannung ist mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden, aber es gelingt dennoch, wie die folgenden Angaben von Kraus zeigen, dieselbe zu constatiren. Die folgenden Zahlen, welche bei der Bestimmung der Längsspannung der Stengeltheile von *Plantago Psyllium* gewonnen worden sind, repräsentiren Mittelwerthe aus vielen Einzelbeobachtungen; sie beziehen sich auf die procentischen Längsdifferenzen zwischen Rinde und Mark.

Zeit.	Spannung.
7 h. a. m.	2,45
$8^1/_2$ „ „ „	1,76
10 „ „ „	1,72
$11^1/_2$ „ „ „	1,75
$12^1/_2$ „ p. m.	1,66
2 „ „ „	1,46
4 „ „ „	1,35
5 „ „ „	1,93
$7^3/_4$ „ „ „	2,34.

[1]) Durch einige Angaben von Kraus (Botan. Zeitung, 1867, pag. 125, und Abhandlungen d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 15, Sonderabdruck d. dritten Abhandlung über die Wasservertheilung in der Pflanze, pag. 69) scheint die geltend gemachte Anschauung gestützt zu werden. Ich habe hier übrigens nur den Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Spannungsintensität im Organismus solcher Pflanzen, die dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, ins Auge gefasst. Die Spannungszustände etiolirter Pflanzen gehören nicht hierher.

Versuchen wir es, uns über die Ursachen der täglichen Spannungsperiode klar zu werden, so muss von vornherein der Gedanke an die Existenz einer von der Temperatur, dem Licht sowie dem Wassergehalt der Pflanzen unabhängigen Periode als ein heute nicht zu begründender zurückgewiesen werden. Die Veränderungen, welche der pflanzliche Organismus unter dem Einflusse äusserer Faktoren erleidet, genügen auch vollkommen, um eine einigermaassen befriedigende Erklärung für das Zustandekommen des Phänomens der Spannungsperiode zu gewähren, und vor allem ist es der durch Schwankungen der Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse bedingte Wechsel im Wassergehalt der Pflanze, welcher uns hier interessiren muss.

Die Pflanze kann allerdings zu jeder Tageszeit Wassermengen mit Hülfe ihrer Wurzeln aus dem Boden aufnehmen, aber zur Zeit des Tages kommen unter dem Einfluss der Wärme und Licht spendenden Sonnenstrahlen Prozesse zur Geltung, durch welche dem Pflanzenkörper bedeutende Feuchtigkeitsquantitäten entzogen werden. Die Transpiration vermindert den Wassergehalt der Gewächse in erheblichem Grade, und dieser Umstand muss, wie wir gezeigt haben, ein Sinken der Spannungsintensität zur Folge haben. Während der Nacht braucht die Transpiration zwar nicht völlig still zu stehen, aber sie ist ganz allgemein zu dieser Zeit weit weniger ergiebig als am Tage. Der Wassergehalt des Pflanzenkörpers wächst in Folge dessen, und damit ist unmittelbar eine Erhöhung der Spannungsintensität verbunden. Es ist ferner wohl sicher, dass auch die Lichtstrahlen als solche (d. h. abgesehen von ihrer Fähigkeit, erwärmend zu wirken und einen beschleunigenden Einfluss auf die Transpiration auszuüben) die Schwankungen in der Spannungsintensität, zumal der Längsspannung, mit beinflussen. Die Gegenwart des Lichtes vermindert unzweifelhaft die Turgorausdehnung der Zellen und wirkt retardirend auf das Wachsthum ein, während die Abwesenheit des Lichtes das Entgegengesetzte zur Folge hat. Ich komme auf alle diese Verhältnisse noch an anderer Stelle eingehender zurück und möchte dieselben hier nur andeutungsweise berühren, um die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Beziehungen zwischen den Beleuchtungs- und Spannungsverhältnissen hinzulenken.[1])

Ich muss schliesslich noch auf eine Erscheinung etwas specieller eingehen, die mit den hier berührten Verhältnissen in genauerem Zusammenhange steht. Im 43. Paragraphen des ersten Theils dieses Buches wurde

---

[1]) Für ein genaues Studium der sämmtlichen hier berührten Verhältnisse ist es wichtig, sich mit dem Inhalt der schon citirten 1. und 3. Abhandlung von Kraus über die Wasservertheilung in den Pflanzen bekannt zu machen. Es wird darin der Einfluss äusserer Verhältnisse (Licht, Temperatur) auf den Wassergehalt der Pflanzen, den Gang des Wassergehaltes der Gewächse im Laufe eines Tages sowie die damit im Zusammenhang stehende tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen besprochen. Am Tage ist nämlich das Volumen der verschiedensten Pflanzentheile kleiner als in der Nacht. Der Verlauf der Schwellungsperiode stimmt mit derjenigen der Periodicität der Spannung sehr nahe überein, und die letztere ist wesentlich abhängig von der ersteren.

bereits angedeutet, dass die Periodicität des Saftausflusses eines Pflanzentheiles wohl in Beziehung zu den Phänomenen der täglichen Periodicität der Gewebespannung zu bringen ist, und an dieser Stelle muss dies Verhältniss wieder berührt werden.[1])

Werden decapitirte Pflanzen constanten äusseren Bedingungen ausgesetzt, und bestimmt man unter Anwendung geeigneter Vorsichtsmaassregeln die Menge des aus den Stammstümpfen ausfliessenden Saftes, so zeigt sich, dass die Grösse des Saftausflusses keineswegs immer die nämliche ist. Der Saftausfluss ist am Tage bedeutender als in der Nacht; er erreicht meistens bald nach Mittag sein Maximum, wird dann bis zum folgenden Morgen schwächer, um endlich wieder zuzunehmen. Die Periodicität des Saftausflusses kommt nur bei solchen Pflanzen zu Stande, welche bereits ein gewisses Alter überschritten haben. Es scheint mir gewiss zu sein, dass nur solche Pflanzen die in Rede stehende Periodicitätserscheinung zeigen, in denen sich die Querspannung bereits entwickelt hat. Dieser Umstand deutet schon auf die Relationen zwischen der Periodicität des Saftausflusses einerseits sowie der Gewebespannung andererseits hin. Noch deutlicher tritt aber eine derartige Beziehung hervor, wenn man bedenkt, dass das Maximum des Saftausflusses fast genau auf diejenige Tageszeit (kurz nach Mittag) fällt, in welcher die Spannung ihr Minimum erreicht, während die Zeit des geringsten Saftausflusses (frühe Morgenstunde) mit derjenigen des Spannungsmaximums zusammenfällt Zwar bedarf die Frage nach der Relation zwischen der täglichen Periode des Saftausflusses und der Spannungsperiode noch sehr eingehender experimenteller Untersuchungen, aber es scheint doch wohl Folgendes bereits jetzt betont werden zu können. Wenn die Querspannung ihr Maximum erreicht, so werden offenbar die Gefässe, in denen der Saft von der Wurzel aus nach aufwärts geleitet wird, am stärksten comprimirt. Die Widerstände, welche die Flüssigkeitsmassen zu überwinden haben, sind unter den bezeichneten Umständen am bedeutendsten, und der Saftausfluss ist in Folge dessen am kleinsten. Umgekehrt muss aus Gründen, die sich nach dem Gesagten von selbst ergeben, die Zeit des Maximums für die Periodicität des Saftausflusses mit der Zeit des Spannungsminimums zusammenfallen.

Besonders beachtenswerth ist nun, dass decapitirte Pflanzen, welche vor jeder Verdunstung geschützt sind, sich fortdauernd den nämlichen Temperatur-, sowie Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt befinden und stets im Dunkeln verweilen, die Periodicität des Saftausflusses erkennen lassen. Hängt nun diese letztere, wie es wohl sicher ist, mit der Spannungsperiode zusammen, so müssen im Organismus der decapitirten Gewächse unter constant bleibenden äusseren Umständen noch diejenigen Ursachen

---

[1]) Vergl. die bereits im ersten Theil dieses Buches citirten Abhandlungen über den Wurzeldruck.

thätig sein, welche der Periodicität der Querspannung zu Grunde liegen. Diese Ursachen sind aber, wie wir gesehen haben, in einem Wechsel des Wassergehaltes der Pflanzengewebe zu suchen, und namentlich spielt der Wassergehalt der Rinde bei dem Zustandekommen der Periodicität der Querspannung eine wichtige Rolle. Man wird somit annehmen dürfen, dass der Wassergehalt der Gewebe, zumal der Rindenschichten, decapitirter Gewächse auch unter constanten äusseren Umständen Schwankungen erfährt, die allerdings nicht direkt durch den Wechsel von Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnissen etc. hervorgerufen werden, sondern ihre Ursachen in sogen. Nachwirkungen haben. Die im Laufe eines Tages schwankenden äusseren Bedingungen, unter denen sich die Pflanzen ursprünglich entwickelten, induciren die Periodicität der Spannung zwar ganz sicher, aber diese Spannungsperiode — und damit ebenso die Periodicität des Saftausflusses — kann auch im Organismus der decapitirten Gewächse durch Nachwirkung zur Geltung kommen, wenn dieselben constanten äusseren Bedingungen ausgesetzt und dem Wechsel von Tag und Nacht entzogen sind. Es steht dem Experimentator mit Rücksicht auf die hier berührten Verhältnisse noch ein weites Feld der Forschung offen.

e) Weitere Oscillationen der Spannungsintensität. Neben den täglichen Schwankungen der Spannungsintensität existiren noch anderweitige Oscillationen derselben, die auch von Kraus (Botan. Zeitung, 1867, pag. 126) beobachtet worden sind, welche aber ebenfalls noch eingehender studirt werden müssen. Diese Oscillationen, welche in sehr kurzen Zeiträumen schwingen, lassen sich auch an Pflanzen beobachten, welche im Dunkeln gehalten werden. Sie erlöschen aber unter solchen Umständen schnell, können indessen durch Beleuchtung der Gewächse wieder hervorgerufen werden. Die Ursachen der in Rede stehenden Oscillationen der Spannungsintensität sind offenbar in Veränderungen des Wassergehaltes der Pflanzengewebe zu suchen, welche durch das Licht hervorgerufen werden, aber sich auch noch im Dunkeln geltend machen können.

Zweiter Abschnitt.

Die durch innere Wachsthumsbedingungen hervorgerufenen Wachsthumserscheinungen.

Erstes Kapitel.

Wachsthumsgeschwindigkeit und Torsionserscheinungen.

§ 16. Die Wachsthumsgeschwindigkeit. Es ist bereits im dritten Paragraphen im Allgemeinen Rücksicht auf die inneren Wachsthumsbedingungen genommen worden. Die durch dieselben hervorgerufenen Phänomene sind sehr mannigfaltiger Natur, aber einer mechanischen Erklärung noch so wenig zugänglich, dass die Physiologie heute fast allein im Stande ist, die bezüglichen Thatsachen zu constatiren.

Berücksichtigen wir zunächst einige der hier in Betracht kommenden augenfälligsten Erscheinungen, so ist vor allem auf die verschiedene den einzelnen Pflanzenarten eigenthümliche Wachsthumsgeschwindigkeit hinzuweisen. Die tägliche Erfahrung lehrt, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit verschiedener Gewächse selbst unter dem Einfluss derselben äusseren Bedingungen eine ausserordentlich verschiedenartige ist. Manche Pflanzen schiessen schnell empor; sie erzeugen in kurzer Frist Stammgebilde von erheblicher Länge sowie Dicke und produciren in kurzer Zeit Blätter von beträchtlichen Dimensionen. Andere Pflanzen wachsen ausserordentlich langsam, so dass es selbst innerhalb längere Zeiträume kaum gelingt, einen Fortschritt in ihrer Entwicklung wahrzunehmen. Besonders langsam wachsen z. B. manche Flechten. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei erwähnt, dass sich der Stengel von *Bambusa arundinacea* nach Beobachtungen, die in Kew gemacht wurden, in 24 Stunden um 0,6—0,9 Meter verlängern kann. Ferner kann leicht nachgewiesen werden, dass selbst die Wachsthumsgeschwindigkeit verschiedener Individuen einer bestimmten Pflanzenart keineswegs dieselbe ist. Setzt man z. B. eine Anzahl unter gleichen Umständen gereifter Samen dem Einfluss normaler Keimungsbedingungen aus, so zeigt sich, dass die einzelnen Samen, selbst wenn sie einander äusserlich möglichst gleichen und unter denselben Umständen zur Entwicklung angeregt werden, keineswegs sämmtlich mit der nämlichen Geschwindigkeit keimen. Das individuell verschiedenartige Verhalten der einzelnen Untersuchungsobjecte tritt schon von vornherein deutlich hervor und lässt sich auch fernerhin

leicht constatiren. Ebenso ist zu betonen, dass gleichnamigen Gliedern verschiedener Pflanzenspecies oder verschiedener Individuen einer Pflanzenart nicht die nämliche Wachsthumsdauer sowie Wachsthumsenergie[1]) zukommt. (Vergl. § 18.)

Es ist endlich noch hervorzuheben, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils, wie dies wenigstens für einige Fälle sicher constatirt zu sein scheint, innerhalb sehr kurzer Zeiträume, d. h. weniger Minuten, aus inneren Ursachen Schwankungen erfährt. Diese autonomen Oscillationen der Zuwachsbewegung bedingen, dass ein Pflanzentheil selbst bei constant bleibenden äusseren Umständen zunächst in der Zeiteinheit ein relativ langsames Wachsthum erfährt, dann schneller, darauf wieder langsamer, abermals lebhafter und aufs Neue langsamer wächst etc. etc. Solche Oscillationen sind z. B. von Pfeffer[2]) an den wachsenden Wurzeln von *Vicia faba* und von Drude[3]) an den Blättern von *Victoria regia* verfolgt worden.

§ 17. Die Torsionserscheinungen[4]). Wird ein grader Pflanzentheil, z. B. ein Internodium, oben und unten festgehalten und nun an einem Ende um seine Achse gedreht, so tritt eine Torsionserscheinung hervor. Die Seitenlinien des Organs sind der Wachsthumsachse desselben nicht mehr parallel, sondern sie umlaufen diese letztere in Schraubenlinien.

Torsionen können den Pflanzentheilen aber nicht allein durch die Wirksamkeit äusserer Kräfte künstlich aufgenöthigt werden, sondern dieselben sind sehr häufig Folge der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen, welche während der Entwickelung der Gewächse zur Geltung kommen. So zeigen z. B. Stengel mancher dicotyler Pflanzen Torsionserscheinungen. Sehr schön tordiren Organe, wenn sie sich im Finstern entwickeln (hypocotyle Glieder der Keimpflanzen, Blüthenschaft von *Hyacinthus*). Beachtenswerth ist, dass Stengeltheile, die, wenn sich dieselben unter normalen Verhältnissen entwickeln, nicht tordiren, im etiolirten Zustande häufig Torsionserscheinungen zeigen. Auch manche Blätter, z. B. diejenigen von *Triticum vulgare* sowie verschiedener *Avena*-Species, lassen Torsionen erkennen. Ebenso sind die Stiele der Laubmooskapseln gewöhnlich stark tordirt.

Die Phänomene, welche man an tordirten Pflanzenorganen (zumal den Stengeln) wahrnehmen kann, berechtigen unmittelbar zu dem Schluss, dass die äusseren Gewebe derselben länger als die centralen Gewebe sein müssen. Die Wachsthumsprocesse, welche ohne Zweifel als Ursache der Torsionen zu betrachten sind, müssen in den ersteren also lebhafter zur Geltung

[1]) Als Wachsthumsenergie eines Pflanzentheils bezeichnet man die Fähigkeit desselben, durch das Wachsthum überhaupt eine bestimmte Grösse zu erreichen.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag. 82.

[3]) Vergl. Drude, Nova acta d. Kaiserl. Leop.-Carol.-Deutschen Academie d. Naturforscher. Bd. 43. No. 3.

[4]) Literatur: Sachs, Botanische Zeitung, 1863. Beilage, pag. 16. Kraus, Pringsheims Jahrbücher. Bd. 7, pag. 250. H. de Vries, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 542. Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 831.

kommen oder länger dauern als in den letzteren. Für die Beurtheilung der hier in Rede stehenden Verhältnisse ist es wichtig zu beachten, wie schon Sachs betont hat, dass zur Zeit des lebhaftesten Wachsthums der Pflanzentheile gewöhnlich die inneren Schichten derselben das ausgiebigste Wachsthum zeigen, demnach keine Torsion erfolgen kann. Somit wird das Zustandekommen der Torsionen der Stengel wesentlich auf ein durch innere Ursachen bedingtes länger dauerndes Wachsthum der peripherischen Gewebeschichten zurückgeführt werden müssen. Diese Anschauung findet eine Stütze durch die Thatsache, dass die Torsionen gewöhnlich erst am Ende des Längenwachsthums zu Stande kommen. Ferner ist zu bemerken, dass die Stengel nur dann tordiren können, wenn das Längenwachsthum der peripherischen Schichten derselben nicht genau parallel der Wachsthumsachse erfolgt[1]), sondern in Folge kleiner Unregelmässigkeiten in der Anordnung der Theilchen der äusseren Gewebe eine seitliche Richtung annimmt.[2])

Zweites Kapitel.

Die grosse Wachsthumsperiode.

§ 18. Constatirung der Erscheinungen. Es ist eine merkwürdige Thatsache, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles selbst unter constant bleibenden äusseren Bedingungen keineswegs immer denselben Werth besitzt. Zur Begründung dieses Satzes liessen sich schon die Angaben einiger älterer Forscher, zumal diejenigen Harting's sowie Caspary's heranziehen, aber erst Sachs[3]) hat das erwähnte Phänomen in einer für die gesammte Wachsthumsphysiologie fundamentale Bedeutung besitzenden Abhandlung unzweifelhaft festgestellt. Die älteren Beobachter hatten das Wachsthum von Pflanzentheilen nämlich stets im Freien untersucht, also unter Umständen, welche nicht gestatten, den Verlauf des Wachsthums, insofern derselbe unabhängig von verschiedenen äusseren Momenten (Licht, Temperatur etc.) ist, zu verfolgen. Sachs legte dagegen mit Recht von vornherein ein hohes Gewicht darauf, seine Untersuchungsobjekte möglichst constant bleibenden äusseren Bedingungen auszusetzen, und es zeigte sich dabei mit aller Schärfe, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines sich entwickelnden Pflanzentheiles in Folge innerer Wachsthumsursachen keineswegs zu allen Zeiten die nämliche Grösse besitzt. Sachs[4]) sagt darüber selbst:

„Das wachsende, d. h. in Streckung begriffene Stück einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattes verlängert sich in aufeinanderfolgenden

---

[1]) Ein der Längsachse genau paralleles Längenwachsthum der peripherischen Gewebe würde nur zur Entstehung longitudinaler Spannungen Veranlassung geben.

[2]) Ueber das Zustandekommen von Torsionen unter dem Einfluss äusserer Umstände, vergl Sachs, Lehrbuch. pag. 833.

[3]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 99.

[4]) Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 788.

gleichen Zeiten nicht um gleiche Zuwachse, dasselbe gilt von ganzen aus vielen Internodien bestehenden Stengeln und sogar von jeder noch so kleinen Querzone eines längswachsenden Organs. Es zeigt sich nämlich, dass das Wachsthum jedes Theiles erst langsam beginnt, immer rascher wird, endlich ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht, worauf die Verlängerung wieder langsamer wird und endlich erlischt, wenn das betreffende Organ fertig ausgebildet ist."

Die Arbeiten von Sachs, auf die ich weiter unten zurückkomme, haben Veranlassung dazu gegeben, dass sich viele Beobachter mit der Bestimmung des Verlaufes der grossen Wachsthumsperiode verschiedener Pflanzentheile beschäftigten, und ich erwähne hier zunächst einige Ergebnisse, zu denen ich bei der Feststellung dieser Periode für das Wachsthum der Keimwurzel von *Pisum sativum* gelangte:

	Wurzellänge nach		Zuwachs	Bemerkungen.
	48 Stunden	4 Millim.	4 Millim.	Die Pflanze entwickelte sich im Dunkeln bei einer möglichst constanten Temperatur von 16° C. Die Messungen wurden mit Hülfe eines Millimetermaassstabes ausgeführt.
ferneren	48 "	15 "	11 "	
"	48 "	35 "	20 "	
"	48 "	70 "	35 "	
"	48 "	115 "	45 "	
"	48 "	150 "	35 "	
"	48 "	175 "	25 "	
"	48 "	186 "	11 "	
"	48 "	198 "	12 "	
"	48 "	210 "	12 "	
"	48 "	217 "	7 "	

Ich habe auch das Wachsthum der einzelnen sich im Dunkeln entwickelnden Internodien von Erbsenkeimpflanzen verfolgt, und dabei zeigte sich deutlich, dass das Wachsthum derselben zunächst langsam beginnt, fortschreitend lebhafter wird, ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht, um endlich wieder langsamer zu werden.

Was die Beobachtungen von Sachs anbelangt, so theile ich zunächst die Resultate mit, zu denen er bei der Bestimmung der Zuwachse des aus der Zwiebel herauswachsenden Internodiums des Blüthenstengels von *Fritillaria imperialis* gelangte:

Tag.	Zuwachse in Millim. bei der normalen Pflanze im Licht.	Zuwachse in Millim. bei einer etiolirten Pflanze im Finstern.	Tägliche Mitteltemperatur in Grad C.
20. März.	2,0		10,6
21. "	5,3		10,5
22. "	6,1		11,4
23. "	6,8		12,2
24. "	9,3	7,5	13,4
25. "	13,4	12,5	13,9
26. "	12,2	12,5	14,6
27. "	8,5	11,5	15,0
28. "	10,6	14,2	14,3
29. "	10,3	12,6	12,4
30. "	6,3	15,9	12,0

Tag.	Zuwachse in Millim. bei der normalen Pflanze im Licht.	bei einer etiolirten Pflanze im Finstern.	Tägliche Mitteltemperatur in Grad C.
31. März.	4,7	16,6	11,2
1. April.	5,8	18,2	10,7
2. „	4,4	15,5	10,2
3. „	3,8	14,0	9,4
4. „	2,0	13,8	10,6
5. „	1,2	11,9	10,7
6. „	0,7	8,8	11,0
7. „	0,0	4,4	11,0
8. „		2,1	11,2
9. „		0,6	11,5
10. „		0,0	12,5

Die vorstehenden Angaben lassen das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode in sehr deutlicher Weise hervortreten. Der Verlauf des Längenwachsthums erleidet durch geringfügige Temperaturveränderungen keine wesentlichen Störungen; bedeutendere Temperaturschwankungen können allerdings den Verlauf des Wachsthums derartig modificiren, dass man den Gang der grossen Periode nicht mehr unmittelbar aus den Messungsresultaten erkennt, und aus diesem Grunde ist es immer zweckmässig, die Beobachtungen bei möglichst constanter Temperatur anzustellen. Einige Unregelmässigkeiten im Gange des Wachsthums, wie unsere Zahlenangaben solche erkennen lassen, erklären sich einfach aus der temporären Beschleunigung des Wachsthums in Folge des während der Versuche nothwendigen Begiessens der Untersuchungsobjecte.[1])

Es ist bereits oben angeführt worden, dass nicht allein ganze Pflanzenglieder oder gewisse Abschnitte derselben, z. B. ganze Internodien, das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode erkennen lassen, sondern dass dasselbe ebenso jeder noch so kleinen Querzone eines wachsenden Pflanzentheiles eigenthümlich ist.

Sachs markirte eine unterhalb der ersten Laubblätter befindliche Querzone des ersten Internodiums von *Phaseolus multiflorus* durch feine Tuschestriche. Die Querzone besass ursprünglich eine Länge von 3,5 Millim.; der Zuwachs derselben erreichte in je 24 Stunden bei einer täglich zwischen 10,2—11,0° R. schwankenden Temperatur folgende Werthe:

Am 1. Tage: 1,2 Millim.
„ 2. „ 1,5 „
„ 3. „ 2,5 „

[1]) Weitere Angaben über die grosse Wachsthumsperiode findet man bei H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 3. pag. 627. Auch das Blattwachsthum zeigt eine grosse Periode. Vergl. Prantl, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. pag. 383. Vergl. ferner: Sachs, Flora, 1873; Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. pag. 413; Strehl, Untersuchungen über das Längenwachsthum der Wurzel und des hypocotylen Gliedes, Inaugural-Dissert., Leipzig 1874; Stebler, Untersuchungen über das Blattwachsthum, Inaugural-Dissert., Leipzig 1876. Es ist wohl unzweifelhaft, dass auch dem durch das Cambium vermittelten Dickenwachsthum der Pflanzen eine grosse Periode eigenthümlich ist.

Am 4. Tage:	5,5	Millim.
„ 5. „	7,0	„
„ 6. „	9,0	„
„ 7. „	14,0	„
„ 8. „	10,0	„
„ 9. „	7,0	„
„ 10. „	2,0	„

Wenn aber jede Querzone eines Pflanzentheiles im Verlaufe ihrer Entwickelung eine verschiedene Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt, so müssen die einzelnen Querzonen verschiedenen Alters eines in die Länge wachsenden Organs, die nach und nach aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes (oder einer intercalaren Vegetationszone) hervorgehen, in gleichen Zeiten verschiedene Wachsthumszustände aufweisen. Markirt man die über einander liegenden Querzonen eines wachsenden Internodiums oder einer wachsenden Wurzel durch feine Tuschestriche, so zeigt sich in der That, dass die dem Vegetationspunkte nächste Zone eben zu wachsen beginnt, dass die folgenden schon viel lebhafter wachsen, eine weitere gerade das Maximum ihrer Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt, während die noch älteren Zonen bereits wieder langsam wachsen. So fand Sachs z. B. an dem ersten Internodium von *Phaseolus multiflorus*, welches in 12 Zonen von je 3,5 Millim. Länge abgetheilt worden war, in den ersten 40 Stunden folgende Zuwachse:

No. der Querzone.	Zuwachs in Millim.
1 (oben)	2,0
2	2,5
3	4,5
4	6,5
5	5,5
6	3,0
7	1,8
8	1,0
9	1,0
10	0,5
11	0,5
12	0,5

Es muss hier noch bemerkt werden, dass, wenn sich ein Internodium oder ein ganzer Stengel noch in früheren Stadien des Wachsthums befindet, die sämmtlichen Querzonen des ersteren, resp. die verschiedenen, bereits leicht sichtbaren Internodien des letzteren, wachsen.[1]) Schreitet das Wachsthum weiter fort, so hören zunächst die ältesten Regionen des Internodiums, resp. die ältesten Internodien des Stengels zu wachsen auf, dann erlischt das Wachsthum in den jüngeren und schliesslich auch in den jüngsten Pflanzentheilen.

Die vorstehende Tabelle über das Wachsthum des Internodiums von *Phaseolus* zeigt auch (und ganz Aehnliches lässt sich überhaupt beim Stengel-

[1]) Von der Thatsächlichkeit dieses letzteren Verhältnisses habe ich mich bei der Untersuchung des Stengelwachsthums der Keimpflanzen von *Pisum sativum* überzeugt.

wachsthum constatiren), dass die Region des lebhaftesten Flächenwachsthums ziemlich weit von derjenigen Region entfernt liegt, in welcher in erster Linie neue Zellen durch Theilung gebildet werden. Es ist nicht ohne Interesse, dies besonders zu betonen, da, wie zumal Sachs ermittelte, beim Wurzelwachsthum im Gegensatze zum Stengelwachsthum die Zone des stärksten Flächenwachsthums der Zellen dem Vegetationspunkte sehr nahe liegt.

Im Zusammenhange mit den hier berührten Verhältnissen steht eine andere Erscheinung, auf welche an dieser Stelle noch hingewiesen werden muss. Vergleicht man die Internodien ausgewachsener Pflanzen, wenn sich dieselben im Freien unter normalen Umständen oder im Finstern allein auf Kosten vorhandener Reservestoffe entwickelt haben, so gewahrt man häufig sehr leicht, dass die Länge der einzelnen auf einander folgenden Internodien keineswegs die nämliche ist. Ich habe Keimpflanzen von *Pisum sativum* im Dunkeln in Contact mit destillirtem Wasser zur Entwickelung gebracht und die Versuche so lange fortgesetzt, bis die Pflanzen gar nicht mehr wuchsen. Bei einer Temperatur von etwa 21° C. trat dieser Zeitpunkt nach 3—4 Wochen, bei einer Temperatur von etwa 16° C. aber erst nach 4—5 Wochen ein. Die Messung der Länge der einzelnen Internodien führte in einzelnen Fällen zu folgenden Resultaten:

	Pflanze No. I.	Pflanze No. II.	Pflanze No. III.
1. Internodium (unterstes)	22 Millim.	31 Millim.	31 Millim.
2.	34 „	35 „	40 „
3.	85 „	90 „	105 „
4.	102 „	70 „	110 „
5.	117 „	57 „	75 „
6.	109 „	45 „	
7.	45 „		

Man sieht, dass die sich zuerst entwickelnden Internodien relativ kurz bleiben, dann folgen längere, ferner ein längstes, und schliesslich erreichen die jüngsten Stengeltheile wieder geringere Grösse. Alle Internodien haben zu einer bestimmten Zeit einmal die nämliche Grösse besessen. Trotzdem erreichen sie im völlig ausgewachsenen Zustande nicht die nämlichen Dimensionen, und wir können dieser Thatsache dadurch einen Ausdruck verleihen, dass wir sagen, die einzelnen auf einander folgenden Internodien einer Pflanze besitzen nicht die gleiche Wachsthumsenergie.

Es lässt sich ebenso bei der Betrachtung der verschiedenen Blätter eines Stengels sowie der Nebenwurzeln, die sich aus einer Hauptwurzel entwickeln, constatiren, dass die Wachsthumsenergie derselben, d. h. die Fähigkeit der Pflanzentheile, überhaupt eine bestimmte Grösse zu erreichen, nicht die gleiche ist. Die ersten Blätter eines Stengels sind gewöhnlich relativ klein, dann folgen grössere und schliesslich wieder kleinere. Die Nebenwurzeln, welche aus der Hauptwurzel einer Keimpflanze hervorgehen, besitzen nicht die gleiche Länge; die ältesten (zuerst entstandenen)

sind kurz, es folgen viel längere, und die jüngsten sind auch im völlig ausgewachsenen Zustande wieder viel kürzer.[1])

§ 19. Die Ursachen der grossen Wachsthumsperiode. — Ich habe im Vorstehenden absichtlich ganz ausschliesslich die Erscheinungen selbst berührt, welche durch das Vorhandensein der grossen Wachsthumsperiode der Pflanzen bedingt sind. Indem wir nunmehr auf die Ursachen der Phänomene eingehen, legen wir uns die wichtige Frage vor, weshalb ganze Pflanzenglieder, einzelne Internodien oder einzelne Querzonen derselben zunächst langsam wachsen, dann schneller wachsen, ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreichen und endlich wieder ein langsameres Wachsthum zeigen.

Ein Internodium möge bei Beginn einer Untersuchung über das Längenwachsthum desselben die Länge von 1 Millim. besitzen. Im Laufe von 24 Stunden möge das Internodium um 1 Millim. gewachsen sein, also eine Länge von 2 Millim. erreicht haben. Wenn man nun findet, dass der Zuwachs des Internodiums in ferneren 24 Stunden nicht abermals 1 Millim., sondern vielleicht 4 Millim. beträgt, so könnte man geneigt sein, die Erscheinung des geringen Zuwachses während der ersten und des grösseren Zuwachses während der zweiten 24 Stunden auf das Vorhandensein einer kleineren Zellenzahl in dem ältesten und einer bedeutenderen Zellenzahl in dem jüngeren Theile des Internodiums zurückzuführen. Einer solchen Anschauung liegen aber ganz falsche Vorstellungen über die thatsächlich in wachsenden Pflanzentheilen herrschenden Verhältnisse zu Grunde, und es muss dieselbe daher zurückgewiesen werden.

Ferner kann man sagen, das Internodium von 2 Millim. Länge muss schneller wachsen als dasjenige von 1 Millim. Länge, weil die wachsende Region des ersteren überhaupt grösser als diejenige des letzteren ist. Und in der That wird durch eine derartige Betrachtung, die man ja leicht weiter ausdehnen kann, die in den auf einander folgenden Zeiten zur Geltung kommende Veränderung der Zuwachsgrösse eines Pflanzentheiles bis zu einem gewissen Grade verständlich.

Aber für die Beurtheilung des Phänomens der grossen Wachsthumsperiode ist es von entscheidender Bedeutung, sich der Thatsache zu erinnern, dass die einzelnen auf einander folgenden Partialzonen eines wachsenden Internodiums in Folge innerer Wachsthumsursachen sehr verschiedene Wachsthumsgeschwindigkeiten erkennen lassen, so zwar, dass die jüngsten Querzonen langsam, die älteren schneller und die noch älteren wieder langsamer wachsen. Diese Erscheinung bedarf hier einer specielleren Untersuchung, da dieselbe das Phänomen der grossen Wachsthumsperiode in erster Linie bedingt.[2])

[1]) Es ist kaum zweifelhaft, dass auch den einzelnen Querzonen eines bestimmten Pflanzentheiles eine verschiedene Wachsthumsenergie zukommt.

[2]) Uebrigens ist auch wohl die Wachsthumsdauer sowie die Wachsthumsenergie der einzelnen Partialzonen eines Pflanzentheils für das Zustandekommen der grossen Wachsthumsperiode von Bedeutung.

Bei Gelegenheit der Untersuchung über das Wesen des Wachsthumsprozesses ist darauf hingewiesen worden, dass das Flächenwachsthum der Zellhaut in genauer Beziehung zu der Turgorausdehnung der Zellen steht. Von diesem Grundgesichtspunkte ausgehend, hat H. de Vries in seiner Arbeit über Zellstreckung die einzelnen Partialzonen eines wachsenden Internodiums auf ihre Wachsthumsgeschwindigkeit einerseits, sowie mit Hülfe der plasmolytischen Methode auf die Turgorausdehnung ihrer Zellen andererseits untersucht und dabei z. B. die folgenden Resultate gewonnen.[1])

Beobachtungen an einem jungen, kräftig wachsenden Blüthenstiel von *Butomus umbellatus*, welcher in Partialzonen von je 20 Millim. Länge eingetheilt worden war.

Zone	Partialzuwachs in 12 Stunden.	Verkürzung in der Lösung in 4½ Stunden auf 20 Millim. Anfangslänge berechnet.
1 (oben)	3,1 Millim.	1,8 Millim.
2	4,0 „	1,9 „
3	4,9 „	1,8 „
4	5,6 „	2,1 „
5	5,3 „	1,8 „
6	4,2 „	1,7 „
7	3,0 „	1,8 „
8	1,7 „	— „

Nicht allein diese, sondern noch eine ganze Reihe anderweitiger Beobachtungen von H. de Vries lassen einen mehr oder minder deutlich ausgeprägten Parallelismus zwischen dem Wachsthum und der Turgorausdehnung der Zellen erkennen,[2]) aber es fragt sich nun weiter, welche Ursachen die eigenthümliche Vertheilung der Turgorausdehnung der Zellen eines wachsenden Pflanzentheils bedingen. Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir uns daran erinnern, dass die Turgorausdehnung die Resultirende mehrerer Faktoren ist. Dieselbe hängt zumal ab von der Grösse der Turgorkraft des Zellinhaltes und der Grösse des Widerstandes der gedehnten Zellschichten. Ob die Turgorkraft der Zellen der einzelnen Partialzonen sich verschiedenartig gestaltet, wissen wir nicht genau;[3]) dagegen ist es von hohem Interesse, dass die Dehnbarkeit der einzelnen Partialzonen, wie ebenfalls H. de Vries (vergl. dessen citirte Abhandlung)

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über Zellstreckung. 1877. pag. 90.

[2]) Mit diesen Angaben über die Vertheilung der Turgorausdehnung an wachsenden Pflanzentheilen im genauen Zusammenhange stehen die Resultate, zu denen Kraus (vergl. Festschrift d. naturf. Gesellschaft zu Halle, 1879, pag. 6) bei dem Studium des Wassergehaltes der einzelnen Partialzonen wachsender Internodien gelangte. Er fand, dass der procentische Wassergehalt der jüngsten Gewebe geringer ist als derjenige älterer, und dass derselbe, wenn er in einer bestimmten Region sein Maximum erreicht hat, im noch älteren Gewebe wieder geringer wird.

[3]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über Zellstreckung. pag. 120. Einige Angaben von Kraus (Separatabdruck aus d. Abhandlungen d. naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. 15, pag. 25) deuten darauf hin, dass die Turgorkraft lebhaft wachsender Zellen grösser als diejenige langsam wachsender Zellen ist.

nachgewiesen hat, erhebliche Unterschiede zeigt. Ich habe auf dies Verhältniss bereits im fünften Paragraphen hingewiesen und gezeigt, dass die jüngsten Zonen eines Internodiums im Allgemeinen weniger dehnbar als die älteren sind, dass das Maximum der Dehnbarkeit denjenigen Zonen eigenthümlich ist, deren Zellen auch am lebhaftesten wachsen, und dass die Dehnbarkeit der älteren Gewebemassen wieder geringer wird. Somit existiren Relationen zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit der Zellen, der Turgorausdehnung dieser letzteren und der Dehnbarkeit der wachsenden Gewebemassen. Nach dem Gesagten ist aber ferner klar, dass diese Relationen keine rein äusserlichen sind; vielmehr stehen die erwähnten Verhältnisse in einem causalen Zusammenhange mit einander. Eine erhöhte Dehnbarkeit der unter dem Einfluss der Turgorkraft gedehnten Zellschichten hat unmittelbar eine beträchtlichere Turgorausdehnung der Zellen zur Folge. Mit der gesteigerten Turgorausdehnung geht ein lebhafteres Flächenwachsthum der Zellhäute Hand in Hand.

Die vorstehenden Bemerkungen mögen genügen, um den Leser über den heutigen Standpunkt der Frage nach den Ursachen der grossen Wachsthumsperiode zu orientiren. Der weiteren Forschung fällt namentlich die Aufgabe zu, den Relationen zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit der Zellen, der Turgorausdehnung derselben und der Dehnbarkeit der Zellschichten specieller nachzugehen, sowie zu untersuchen, welche Momente die verschiedene Dehnbarkeit in den einzelnen Zonen wachsender Pflanzentheile bedingen.[1]) Auch würde ein genaueres Studium der wechselseitigen Beziehungen zwischen Wachsthumsgeschwindigkeit und Spannungsintensität gewiss werthvolle Resultate liefern.

Drittes Kapitel.

Die spontanen Nutationserscheinungen im Pflanzenreich.

§ 20. Allgemeines über die spontanen Nutationserscheinungen im Pflanzenreich. Es ist eine bekannte Thatsache, dass sowohl wachsende als auch ausgewachsene Pflanzentheile Bewegungserscheinungen zeigen. Die letzteren, soweit dieselben im fünften Abschnitt Berücksichtigung erfahren, können mit Pfeffer als Variationsbewegungen zusammengefasst werden; an dieser Stelle interessiren uns allein die Bewegungen wachsender oder wenigstens wachsthumsfähiger Pflanzentheile, durch deren Stattfinden die letzteren Krümmungen erfahren. Derartige Krümmungen, die eine ungemeine Verbreitung im Pflanzenreich besitzen, werden durch un-

[1]) Eine einmal existirende Verschiedenartigkeit der Dehnbarkeitsverhältnisse wachsender Zellhäute ist natürlich auf den weiteren Verlauf des Wachsthums derselben von wesentlichem Einfluss. Dagegen ist es wohl sicher, dass der erste Anlass zur Entstehung verschiedener Dehnbarkeitszustände der Zellhäute der einzelnen Zonen wachsender Pflanzentheile durch das Protoplasma gegeben wird.

gleiches Längenwachsthum der verschiedenen Seiten eines Organes hervorgebracht und sind ganz allgemein als Nutationen zu bezeichnen. Die Nutationen werden nun aber wieder je nach Umständen als receptive oder paratonische und als spontane Nutationen unterschieden.

Receptive Nutationen sind solche, welche durch den Einfluss äusserer Verhältnisse hervorgebracht werden. Wenn ein Internodium allseitig gleichmässig beleuchtet wird, so zeigt dasselbe in vielen Fällen keine Krümmungserscheinungen. Bei einseitiger Beleuchtung treten aber sofort heliotropische Krümmungen hervor, und die Ursache der sich geltend machenden Nutation ist Folge einer Lichtwirkung. Abgesehen vom Licht sind noch anderweitige äussere Momente (Schwerkraft, Druckwirkungen, Feuchtigkeitseinflüsse) im Stande, das Wachsthum derartig zu beeinflussen, dass die Pflanzentheile Nutationen erfahren, aber alle diese receptiven Nutationen lassen wir vor der Hand völlig bei Seite. Dagegen sollen die spontanen Nutationen hier untersucht werden; wir wollen die Krümmungen der Pflanzen studiren, welche ihre Entstehung nicht der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse auf den Organismus verdanken, sondern als Folgen der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen betrachtet werden müssen. Wir unterscheiden verschiedene spontane Nutationen im Pflanzenreich:

1. Die Hyponastie;
2. Die Epinastie;
3. Die undulirende Nutation;
4. Die rotirende Nutation.[1]

Es erscheint zweckmässig, in diesen Paragraphen noch einiges über die den spontanen Nutationserscheinungen zu Grunde liegenden allgemeinen Ursachen zu bemerken. Es unterliegt heute gar keinem Zweifel mehr, dass die Nutationen im Wesentlichen Folge eines Wachsthumsprocesses sind. Die eine Seite der Pflanzentheile wächst schneller als eine andere; da aber beide Seiten in organischem Zusammenhange mit einander stehen, so muss jene Seite convex, diese concav werden. Die wichtigste Frage bleibt also diejenige nach der Ursache des stärkeren Wachsthums der einen Seite und des schwächeren Wachsthums einer anderen Seite nutirender Pflanzentheile. H. de Vries[2]) hat Pflanzentheile, welche im Stande sind in Folge der Wirksamkeit innerer Ursachen Nutationen auszuführen, kurze Zeit nach erfolgter Krümmung in den plasmolytischen Zustand versetzt. Die Krümmungen wurden fast völlig oder gänzlich rückgängig gemacht, und dies beweist, dass das Zustandekommen derselben zunächst durch eine verschiedene Vertheilung der Turgorausdehnung der Zellen auf der convex

[1]) Wiesner hat in verschiedenen Schriften, die noch citirt werden sollen, auch andere Nutationsformen (einfache sowie unterbrochene Nutationen) unterschieden. Es bedarf weiterer Untersuchungen zur Aufklärung der bezüglichen Erscheinungen.

[2]) Vergl. H. de Vries, Botan. Zeitung. 1879. pag. 834. Vergl. ferner H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 503.

sowie concav werdenden Seite der Pflanzentheile eingeleitet wird. Wurden die Pflanzen nach Verlauf längerer Zeit der Plasmolyse unterworfen, so gelang es nicht, die Krümmungen rückgängig zu machen. Die lebhaftere Turgorausdehnung der Zellen auf der convexen Seite hatte ein lebhafteres Wachsthum dieser Zellen zur Folge gehabt; die Krümmungen waren durch Wachsthumsprocesse fixirt worden, und es konnte demnach gar nicht gelingen, dieselben durch Plasmolyse zu beseitigen.

Fragen wir endlich nach den Ursachen der lebhafteren Turgorausdehnung der Zellen der convex werdenden Seite solcher Pflanzentheile, die spontane Nutationserscheinungen zeigen, so ist noch einmal daran zu erinnern, dass dieselben nicht in äusseren Einflüssen zu suchen sind, sondern dass wir es hier mit inneren Ursachen zu thun haben.

Ob nun aber die gesteigerte Turgorausdehnung der Zellen auf der convex werdenden Seite nutirender Pflanzentheile in unserem Falle Folge einer veränderten Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten oder Folge einer erhöhten Turgorkraft dieser Zellen ist, wissen wir vor der Hand nicht. Wahrscheinlicher ist wohl das erstere.

§ 21. Die Hyponastie und die Epinastie. Für eine sehr grosse Anzahl dorsiventraler Pflanzentheile (Blätter, Staubgefässe, nicht vertical wachsende Stammgebilde) ist es charakteristisch, dass dieselben auf ihren beiden Seiten ein verschiedenes Wachsthum zeigen. Wächst die Bauchseite oder Innenseite der Organe aus inneren Ursachen stärker als die Rücken- oder Aussenseite, so ist dasselbe nach der von H. de Vries[1]) eingeführten Nomenclatur als epinastisch, im entgegengesetzten Falle als hyponastisch zu bezeichnen.

Für das Studium der Hyponastie und der Epinastie bieten namentlich die gewöhnlichen Laubblätter ein sehr geeignetes Untersuchungsmaterial dar; und ich will die Resultate der bezüglichen Beobachtungen zuerst ins Auge fassen.

Untersucht man die Laubblätter im jugendlichen Zustande, so zeigt sich, dass die Aussenseite derselben stärker als die Innenseite wächst. Diese Hyponastie bedingt es auch, dass die Innenseite der Blätter den sie erzeugenden Achsengebilden concav zugekrümmt ist. Sehr schön zeigen die jungen Blätter der Farne die hier in Rede stehende Erscheinung; dieselben sind ja, wie bekannt, anfangs nach der Achse hin eingerollt.[2]) Werden die Laubblätter älter, so geht ihre Hyponastie mehr und mehr verloren. Es wächst jetzt die Innen- oder Bauchseite (also die schliessliche Oberseite) am stärksten. Die Organe rollen sich auf und neigen sogar häufig nach rückwärts über. H. de Vries hat bei seinen vielfachen Versuchen über die Nutation der Blätter, die in der citirten Abhandlung

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 223.

[2]) Vergl. auch Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870, pag. 46.

dieses Forschers mitgetheilt sind, sehr häufig mit isolirten Blattmittelrippen experimentirt und meint, dass die Epinastie der älteren Pflanzentheile ihre Entstehung keineswegs äusseren Einflüssen verdanke.

Dagegen haben mich meine Beobachtungen über das Wachsthum der Blätter (Cotyledonen von *Cucurbita* und Primordialblätter von *Phaseolus*) zu anderen Ergebnissen geführt. Das stärkere Wachsthum der Blattoberseite ist danach nämlich eine Folge von Lichtwirkung. Werden im Dunkeln zur Entwicklung gebrachte Pflanzen im Finstern belassen, so lassen die Blätter höchstens ein sehr schwach epinastisches Wachsthum, welches ohne Zweifel Folge innerer Wachsthumsursachen ist, erkennen. Die normale Ausbreitung der Blätter wird aber stets erst durch Beleuchtung erzielt; sie ist Folge der Photoepinastie, d. h. Folge des lebhafteren durch Lichteinfluss inducirten Wachsthums der Blattoberseite. Bei der Ausführung meiner Untersuchungen hatte ich auch Gelegenheit, ein eigenthümliches photoepinastisches Nachwirkungsphänomen sicher zu constatiren. Werden nämlich im Dunkeln erwachsene Blätter kurze Zeit lang, so dass sie sich nicht entfalten können, dem Licht ausgesetzt und dann wieder ins Dunkle gebracht, so breiten sie sich jetzt auch unter diesen Verhältnissen aus.[1])

Bei den Untersuchungen über das Verhalten von Seitensprossen hat H. de Vries ebenfalls gefunden, dass viele derselben epinastisch, andere hyponastisch sind. Als epinastische Seitensprosse sind zu nennen: viele Inflorescenzzweige (z. B. von *Isatis tinctoria*), die horizontalen Zweige von *Pyrus malus*, die Ausläufer von *Fragaria elatior* und *Potentilla reptans*. Werden diese Pflanzentheile bei Lichtabschluss horizontal in feuchten Sand gesteckt, so krümmen sich dieselben sämmtlich nach aufwärts, mag die natürliche Unterseite unten oder oben liegen. Im letzteren Falle ist die Krümmung aber stärker als im ersteren, weil der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wird.[2]) Hyponastisch wurden dagegen die horizontalen Aeste von *Ulmus campestris*, *Corylus Avellana* etc. befunden.

§ 22. Die undulirende Nutation. Wir bezeichnen allein die in einer Ebene stattfindenden und durch den Einfluss innerer Wachsthumsursachen zu Stande kommenden Nutationen der Blattgebilde sowie der nicht vertical wachsenden Stammgebilde als durch Epinastie oder Hyponastie bedingte. Aber auch viele vertical wachsende Pflanzentheile zeigen auf inneren Ursachen beruhende Nutationen in einer Ebene.

Ich habe hier vor allem die undulirende Nutation im Auge, welche sich z. B. sehr schön bei dem Studium der Wachsthumsverhältnisse der Keimpflanzen beobachten lässt.[3]) Die Stammgebilde der Keimlinge dico-

[1]) Vergl. Detmer, Botan. Zeitung. 1882. No. 46.

[2]) Es ist mir wahrscheinlich, dass man es hier auch mit einem photoepinastischen Nachwirkungsphänomen zu thun hat.

[3]) Vergl. Sachs, Lehrbuch, pag. 828; Wiesner, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wiss. in Wien, 1878, Bd. 77; Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien 1881, pag. 154.

tyler Pflanzen sind, wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, unzweifelhaft multilateral, aber in der Jugend ist ihr bilateraler Charakter ein sehr ausgeprägter. Die Knospe der Keimpflanzen wird nämlich in hängender oder nickender Stellung über die Erde gebracht, eine Thatsache, die ein erhebliches biologisches Interesse beansprucht. Die Krümmung am oberen Ende des Stengels ist gewöhnlich eine sehr scharfe; sie wird nicht durch die Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft hervorgerufen, sondern ist Folge innerer Wachsthumsursachen. Später wird die Nutation durch Wachsthum ausgeglichen, aber wenn sich die Keimpflanzen *(Pisum sativum, Phaseolus,* Cruciferen) bevor dies geschehen ist bei schwachem Licht oder besser in einem um eine horizontale Achse langsam rotirenden Recipienten weiter entwickeln, so macht sich auf der Vorderseite der älteren Theile der Keimstengel, also auf derjenigen Seite, die anfangs concav war, ein lebhafteres Wachsthum als auf der Hinterseite geltend. Die Vorderseite wird convex, so dass die älteren und jüngeren Theile der Keimstengel nun ein S bilden. Es kommen übrigens im Pflanzenreich noch viel complicirtere undulirende Nutationen vor als diejenigen sind, welche die Keimstengel zeigen. Auch Hauptwurzeln lassen unter geeigneten Umständen deutliche Nutationserscheinungen erkennen.

§ 23. Die rotirende Nutation und das Winden der Schlingpflanzen.[1]) Für viele Pflanzen, zumal dünnstengelige, ist es von grosser Bedeutung, dass ihnen das Vermögen zu Klettern zukommt. Die Einrichtungen, welche den Gewächsen das Klettern ermöglichen, sind mannigfaltiger Natur, und es sei zunächst darauf hingewiesen, dass manche Pflanzen sich unter Beihülfe von Wurzeln, die aus dem Stamme hervortreten, an Bäumen, Felsen oder Mauern emporzuheben vermögen. *(Hedera helix, Ficus repens).* Andere Pflanzen *(Galium aparine, Rubus australis)* erzeugen hakenartige Gebilde, welche ihnen das Klettern gestatten.[2]) Die meisten Kletterpflanzen erlangen aber dadurch die Fähigkeit, sich vom Boden zu erheben, dass sie zu winden oder zu ranken im Stande sind. Es ist hier von vornherein mit Nachdruck zu betonen, dass zwischen dem Winden und dem Ranken der Pflanzen ein bedeutsamer Unterschied besteht. Das Winden der Schlingpflanzen ist als Folge einer spontanen Nutationserscheinung, nämlich der rotirenden Nutation, aufzufassen, die dadurch zu Stande kommt, dass bald die nach Norden, bald die nach Westen, bald die nach Süden und bald die nach Osten gerichtete Seite der Pflanzentheile am lebhaftesten wächst; dagegen muss das Ranken der Pflanzen als

---

[1]) Literatur über das Winden der Pflanzen: Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827; H. de Vries, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1. pag. 317; Sachs, Lehrbuch d. Botanik, pag. 834; Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, 1876; Schwendener, Monatsbericht der königl. Akadem. d. Wiss. zu Berlin, December 1881.

[2]) Es giebt einige Wurzel- und Hakenkletterer, welche zugleich winden oder ranken.

eine durch Berührung mit festen Körpern verursachte receptive Nutationserscheinung angesehen werden.

Uebrigens ist zu bemerken, dass in sehr vielen Fällen einem und demselben Pflanzentheil die Fähigkeit zukommt, rotirende Nutationen und durch Berührung verursachte Reizbewegungen auszuführen. Viele Ranken bieten hierfür ausgezeichnete Beispiele dar, worauf ich bei der speciellen Besprechung der Nutationen dieser Pflanzentheile zurückkomme.[1])

Fassen wir nun das Phänomen des Windens der Schlingpflanzen genauer ins Auge, so ist zunächst zu bemerken, dass Mohl die ganze Erscheinung als eine durch äusseren Reiz verursachte ansah. Diese Anschauung ist aber nicht richtig; neue Untersuchungen, namentlich diejenigen von H. de Vries, haben mit aller Bestimmtheit gelehrt, dass die Erscheinung des Windens ihre Entstehung der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen verdankt. Die Wachsthumsverhältnisse windender Internodien werden wenig vom Licht beeinflusst, dieselben sind nur schwach positiv heliotropisch, eine Thatsache, die natürlich sehr bedeutungsvoll ist, denn ein kräftiger Heliotropismus würde dem Zustandekommen des Windens nur hinderlich sein. Viele Pflanzen (z. B. *Phaseolus multiflorus)* winden auch im etiolirten Zustande bei völligem Abschluss des Lichtes.

Die windenden Pflanzen gehören den verschiedensten Pflanzenfamilien an. Verhältnissmässig wenige Gewächse winden rechts, d. h. von rechts unten nach links oben (Hopfen, *Lonicera caprifolium)*. Die meisten winden links *(Convolvulus sepium*, *Aristolochia Sipho*, *Phaseolus* u. a.)

Wenn man die Entwickelung solcher Gewächse beobachtet, die überhaupt zu winden befähigt sind, so zeigt sich, dass die ersten Internodien, mögen sie aus den Samen oder Rhizomen etc. hervorgehen, nicht winden, sondern ohne Stütze aufrecht wachsen. Die folgenden Internodien verlängern sich bedeutend, sie hängen seitwärts über, und nun beginnt die rotirende Nutation. Ist keine Stütze vorhanden, so wird die Endknospe in Folge dessen in einem Kreise oder einer Ellipse herumgeführt. Indem die Internodien in die Länge wachsen, werden die Bahnen, welche die Spitze des nutirenden Sprosses beschreibt, immer grössere, bis die Endknospe endlich einmal gegen eine Stütze stösst, welcher sich der Spross fest andrückt. Die jenseits der Stütze hervorragende freie Spitze kann ihre rotirende Nutation noch einige Zeit fortsetzen, aber alsbald wächst dieselbe in einer Schraubenlinie empor, die nicht zu dicke Stütze umwindend. Das Phänomen des Windens, welches, wie noch zu bemerken ist, gewöhnlich von Torsionen der älteren Internodien der schlingenden Stengel begleitet wird, verdankt also der rotirenden Nutation der Pflanzentheile seine Entstehung. Wenn sich den kreisenden Sprossgipfeln der Schlingpflanzen eine Stütze in den Weg stellt, und in Folge dessen neben einer horizontalen, zugleich

---

[1]) Es sei hier noch bemerkt, dass viele Ranken durch Hyponastie und Epinastie bedingte Nutationen erfahren.

eine verticale Componente auf die Bewegung derselben wirkt, so müssen die Stengel in einer Schraubenlinie emporsteigen. Uebrigens würde es zur völligen Klarlegung der Mechanik des Windens sehr eingehender Darstellungen bedürfen, und ich muss den Leser, da dieselben hier nicht gegeben werden können, auf die Auseinandersetzungen in den citirten Schriften verweisen. Die jüngsten Windungen der schlingenden Stengel liegen der Stütze gewöhnlich nicht an. Sie sind weit und niedrig. Die älteren, steiler emporsteigenden und engeren Windungen liegen der Stütze dagegen dicht an. Daraus erhellt, dass die anfangs losen, weiten Windungen erst später enger und steiler werden, so dass ein nachträgliches Anschmiegen der schlingenden Stengel an die Stützen erfolgt.

Es dürfte an dieser Stelle wohl der geeignete Ort sein, verschiedene Phänomene zu besprechen, welche Ch. sowie Fr. Darwin in ihrem bekannten vor nicht langer Zeit erschienenen Buche: „The Power of Movement in Plants" behandelt haben.[1]) Die leitende Grundidee des gesammten Werkes kommt in dem Bestreben zum Ausdruck, die verschiedenartigsten Bewegungsphänomene im Pflanzenreich (heliotropische, geotropische, hyponastische Bewegungen etc.) als Modificationen einer Urbewegung, nämlich der Circumnutation, aufzufassen. Ich kann hier unmöglich eine detaillirtere Darstellung der von dem Verf. gewonnenen Resultate geben, und es ist noch viel weniger geboten, dieselben einer specielleren kritischen Untersuchung zu unterziehen; ich muss mich vielmehr auf wenige Andeutungen beschränken.

Die Spitzen der verschiedensten Pflanzentheile (Wurzeln, Stengel etc.) beschreiben nach Darwin continuirlich kreisende oder einer Schraubenlinie folgende Bewegungen, welche gewöhnlich erst unter Anwendung besonderer Untersuchungsmethoden sichtbar gemacht werden können. Die Circumnutation verdankt ihre Entstehung nach Darwin der Wirksamkeit innerer Wachsthumsursachen; zwischen der Circumnutation einerseits und der rotirenden Nutation andererseits bestehen daher wohl nur quantitative Unterschiede.

Gehen wir auf einige Beobachtungen Darwin's specieller ein, so erscheint es zweckmässig, zunächst auf die Angabe des englischen Forschers über die Circumnutation der Wurzeln hinzuweisen. Zum Versuch dienten z. B. Keimpflanzen von *Aesculus* und *Vicia*. Die Wurzeln wuchsen auf Glasplatten hin, welche in einem Winkel von 70—80° gegen den Horizont geneigt und mit einer Russschicht überzogen waren. Es ergab sich, dass die wachsenden Wurzeln den Russ nicht, entsprechend ihrer Hauptwachsthumsrichtung, in gerader Richtung, sondern in schwachen Windungen abwischten. Zuweilen wischten die Wurzeln den Russ auch in Unterbrechungen ab; sie hoben sich zeitweilig von der Glasplatte ab, um nach kurzer Zeit wieder mit dem Russ in Berührung zu gerathen. Diese

[1]) Die deutsche Uebersetzung dieses Werkes ist bereits erschienen. Vergl. auch Fr. Darwin, Botan. Zeitung. 1881. No. 30.

Beobachtungsresultate führten Darwin zu dem Schluss, dass den Wurzelspitzen das Vermögen zukomme, in schraubenförmiger Bewegung nach abwärts zu wachsen, d. h. zu circumnutiren.

Wiesner[1]) hat die Versuche Darwin's zunächst genau in derselben Weise, wie der zuletzt genannte Forscher dieselben anstellte, wiederholt und dabei auch die nämlichen Resultate gewonnen. Wenn die Glasplatten aber nicht mit Russ, sondern mit einer sehr dünnen Schicht sogen. Bärlappsamens gleichmässig bestäubt wurden, so zeigte sich, dass die Wurzeln gerade wuchsen und völlig gerade und ununterbrochene Spuren in dem feinen Bestäubungsmittel hervorriefen. Weitere Beobachtungen über die von wachsenden Wurzeln eingehaltene Richtung, die von Wiesner unter Zuhülfenahme des Mikroskops angestellt wurden, ergaben ebenfalls, dass die Organe häufig durch lange Strecken völlig gerade weiter wachsen. Zuweilen zur Geltung kommende kleine Abweichungen von dieser geraden Bahn fasst Wiesner nicht als Folge von Circumnutationen auf. Vielmehr sollen dieselben durch das Zusammenwirken anderweitiger spontaner Nutationen sowie geotropischer Krümmungen zu Stande kommen. Wiesner hat nicht allein das Wachsthum der Wurzeln, sondern ebenso dasjenige von Stengeln sowie Blättern verfolgt und kommt schliesslich zu folgenden Endergebnissen:

Nach Darwin's Ansicht bewegen sich alle wachsenden Pflanzentheile, namentlich deren Enden, continuirlich, wobei sie schraubige oder unregelmässige im Raum hin und her gehende Bahnen beschreiben. Dieser Circumnutation kommt aber keine allgemeine Verbreitung zu, denn viele Pflanzentheile wachsen vollkommen gradlinig weiter. Darwin sieht die Circumnutation als eine einstweilen nicht erklärbare Urbewegung pflanzlicher Organismen an, deren Ursachen also an sich mit den letzten Ursachen des Wachsthums im genauesten und in nothwendigem Zusammenhange stehen müssen. Eine derartige Auffassung ist schon mit dem Gesagten nicht vereinbar, und überdies muss betont werden, dass die Abweichungen, welche die Spitzen wachsender Pflanzen von der normalen, geraden Wachsthumsrichtung unter Umständen thatsächlich erkennen lassen, bis zu einem gewissen Grade sogar auf ihre Ursachen zurückgeführt werden können. Diese Abweichungen werden bedingt: 1. Durch nicht völlig regelmässigen Bau der Organe und nicht absolut gleiche Wachsthumsfähigkeit der Zellen, wodurch in ihrer Richtung unregelmässige Bewegungen der Pflanzentheile zu Stande kommen; 2. durch das Zusammenwirken gewisser spontaner sowie paratonischer Nutationen; 3. durch rotirende Nutation, welche allerdings bei einigen nicht schlingenden Organen, z. B. dem epicotylen Gliede von *Phaseolus multiflorus*, schon angedeutet ist. Zwischen der rotirenden Nutation nicht schlingender und schlingender Pflanzen besteht also nur ein quantitativer Unterschied, weshalb es als nicht gerechtfertigt erscheint, die Nutationen der ersteren als Circumnutationen zu bezeichnen.

[1]) Vergl. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien, 1881. pag. 165 etc.

Dritter Abschnitt.
Die äusseren Wachsthumsbedingungen.

Erstes Kapitel.
Die nothwendigen Wachsthumsbedingungen.

§ 24. Das Stoffbedürfniss wachsender Pflanzentheile. a) Allgemeines. Im ersten Paragraphen des zweiten Theiles dieser Schrift ist bereits auf die allgemeinen Beziehungen zwischen dem Ernährungs- und Wachsthumsprocesse der Pflanzen hingewiesen worden. Es hat sich ergeben, dass Ernährung und Wachsthum allerdings grundverschiedene Vorgänge sind, dass dieselben aber dennoch in genauer Beziehung zu einander stehen, und an dieser Stelle ist es unsere Aufgabe, den thatsächlich vorhandenen Relationen etwas genauer nachzugehen.

Zunächst ist zu betonen, dass das Zustandekommen eines ausgiebigen Wachsthums nicht allein die Gegenwart hinreichender Mengen organischer Substanzen voraussetzt, sondern ebenso an das Vorhandensein ganz bestimmter Mineralstoffe und Mineralstoffquantitäten gebunden erscheint. Diese Substanzen haben ja im vegetabilischen Organismus ganz bestimmte physiologische Functionen zu erfüllen, und wenn diese letzteren auch keineswegs sämmtlich in unmittelbarer Beziehung zu dem Wachsthumsprocesse stehen, so ist dennoch eine gewisse Relation zwischen ihnen und dem Wachsthum unzweifelhaft vorhanden. Sehr deutlich lässt sich dies z. B. erkennen, wenn man einen Blick auf die Functionen des Eisens im Pflanzenkörper wirft. Werden Keimpflanzen mit Hülfe der Methode der Wasserkultur bei Ausschluss von Eisensalzen in der Nährstofflösung zur Entwickelung gebracht, so zeigen die Untersuchungsobjecte nur so lange eine normale Ausbildung, wie dies der im Organismus selbst vorhandene Vorrath an Eisensalzen zulässt. Sind die Eisensalze verbraucht, so geht die Pflanze in einen krankhaften, in den icterischen und chlorotischen Zustand über. Die normale Ausbildung des Chlorophyllapparates in den jugendlichen Stengel- und Blattgebilden unterbleibt, der Assimilationsprozess erfährt in Folge dessen bedeutende Störungen, und dadurch wird das Wachsthum des Organismus zum Mindesten ganz erheblich beschränkt. Ebenso wächst eine

Pflanze, selbst unter sonst durchaus normalen Vegetationsbedingungen, nur sehr kümmerlich, wenn derselben keine genügenden Mengen von Kalium oder anderer unentbehrlicher Nährstoffe zur Disposition stehen.

Was ferner die Beziehungen zwischen dem Wachsthum einerseits und dem Vorhandensein organischer Stoffe andererseits anbelangt, so lässt sich eine Fülle von Thatsachen zur Beleuchtung dieser Relation anführen. Die Pilze gedeihen nur, wenn ihnen unter anderem organische Körper zur Verfügung stehen. Ebenso verhalten sich chlorophyllfreie phanerogame Gewächse. Im Dunkeln steht das Wachsthum der Glieder des Embryo der Keimpflanzen sowie der Stengel- und Blattgebilde, die sich z. B. aus den Knospen der Knollen entwickeln, in genauester Beziehung zu dem Vorrath an organischen Stoffen in den Reservestoffbehältern. Wenn eine Keimpflanze im Finstern, eine andere derselben Species aber im Licht cultivirt wird, so wächst die letztere selbst dann längere Zeit als die erstere fort, wenn ihr nicht die Gelegenheit geboten wird, Mineralstoffe von aussen aufzunehmen. Ich liess Keimpflanzen von *Pisum sativum* unter sonst gleichen äusseren Umständen theils am Licht, theils im Finstern in Contact mit destillirtem Wasser vegetiren. Die Dunkelpflanzen stellten ihr Wachsthum nach 4—5 Wochen völlig ein, die Lichtpflanzen hörten aber erst nach 6—7 Wochen zu wachsen auf. Sachs[1]) hat unter Benutzung junger Pflanzen von *Tropaeolum majus* den Nachweis geliefert, dass Pflanzen, die normalen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind, im Ganzen weit lebhafter als schlecht beleuchtete Gewächse wachsen, und alle diese Phänomene sind leicht verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass das Licht für die Production organischer, für die Zwecke des Wachsthums verwerthbarer Substanzen die höchste Bedeutung besitzt.

Handelt es sich darum, die Beziehungen zwischen dem vorhandenen Vorrath an plastischen Stoffen einerseits und der Energie des Wachsthums andererseits specieller festzustellen, so bieten sich uns die keimenden Samen als vorzügliches Beobachtungsmaterial dar. Werden einmal grosse Samenindividuen, ferner kleine Samen derselben Pflanzenspecies unter den nämlichen äusseren Umständen zum Keimen gebracht, so entwickelt sich der Embryo der ersteren weit kräftiger als derjenige der letzteren. Zwar findet diese Erscheinung ihre theilweise Erklärung schon in den absolut grösseren Dimensionsverhältnissen der Embryonen der grösseren Samen; in erster Linie ist sie aber auf den bedeutenderen Reservestoffvorrath zurückzuführen, der den aus grossen Samen hervorgehenden Keimpflanzen zur Disposition steht.[2]) Die Beobachtungen von Sachs, van Tieghem, Bloszicewski, Marek, F. sowie G. Haberlandt, welche ich in meiner Keimungsphysiologie specieller beleuchtet habe, zeigen überdies, dass Keimpflanzen, welche künstlich eines Theils ihrer Reservestoffe (z. B. durch Verletzung

[1]) Vergl. Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie d. Pflanzen. pag. 21.

[2]) Vergl. Specielleres in meiner vergleichenden Physiologie d. Keimungsprozesses d. Samen. Jena 1880. pag. 541.

der Cotyledonen) beraubt worden sind, weit weniger lebhaft als unversehrte Keimpflanzen wachsen.

Die Resultate direkter Beobachtungen lehren also, dass die von vornherein geltend zu machende Behauptung, wonach die Wachsthumsintensität einer Pflanze mindestens bis zu einem gewissen Grade abhängig von der Quantität der disponiblen plastischen Stoffe ist, als eine durchaus berechtigte aufgefasst werden muss. Die Ausgleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten, welche im neunten Paragraphen als das zweite wesentliche Wachsthumsmoment bezeichnet wurde, kann in der That nur dann in ausgiebiger Weise erfolgen, wenn es nicht an hinreichenden Mengen solcher Substanzen in den Zellen fehlt, welche für den Zweck des Wachsthums verwerthbar sind.

Es ist hier noch daran zu erinnern, dass die plastischen Stoffe in den Zellen, z. B. Amylum, Inulin, Fette etc., nicht direkt für die Zwecke des Wachsthums verwerthet werden, sondern dass sie zunächst mannigfaltigen chemischen Metamorphosen unterliegen, bis endlich gewisse Atomgruppen der stickstofffreien Dissociationsprodukte der physiologischen Elemente des Plasma in Zellstoff übergehen. Alle diejenigen Umstände, welche die chemischen Metamorphosen der plastischen Stoffe beeinflussen, sind somit selbstverständlich auch von indirektem Einfluss auf den Wachsthumsprozess, und wenn wir z. B. sehen, dass die Amylumkörner, bevor die Substanz derselben tiefgreifende Veränderungen erfährt, die zur Bildung unmittelbar für die Zwecke des Wachsthums verwerthbarer Stoffe führen, zunächst unter Vermittelung der Diastase aufgelöst werden, so ist es klar, dass schon diejenigen Bedingungen, welche von Einfluss auf den Verlauf dieses letzteren Prozesses sind, zugleich eine gewisse indirekte Bedeutung für das Wachsthum gewinnen könnnen.[1])

b) Stoff und Form der Pflanzenorgane.[2]) Im Vorstehenden ist aber nur eine Seite der Frage nach der Beziehung zwischen der Ernährung einer- und dem Wachsthum andererseits berührt worden. Wir dürfen ferner nicht übersehen, dass für das Wachsthum der Pflanzenorgane nicht allein überhaupt plastisches Material erforderlich ist, sondern dass die Möglichkeit der Ausbildung bestimmter Organe unbedingt ganz unmittelbar mit der materiellen Beschaffenheit ihrer Zellenbestandtheile (zunächst der lebendigen Eiweissmoleküle) verknüpft ist. Ich kann auf dasjenige, was ich hier im Auge habe, nicht specieller eingehen, weil die genauere Behandlung des schwierigen Problems weitgehende theoretische Betrachtungen nöthig machen würde; nur das Folgende sei erwähnt. Nach der Ansicht von Sachs sind mit der Formverschiedenheit der Pflanzenorgane materielle Substratverschiedenheiten derselben verbunden. Sachs unterscheidet in der That in seinen bereits citirten Abhandlungen spross-

[1]) Vergl. meine bezügl. Darstellungen i. d. landwirth. Jahrb. Bd. 10. pag. 764.

[2]) Vergl. die Abhandlungen über Stoff und Form d. Pflanzenorgane v. Sachs in Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2.

bildende, wurzelbildende sowie blüthenbildende Stoffe etc., und ich habe auch schon betont, dass es meiner Ansicht nach geboten erscheint, die lebendigen Eiweissmoleküle oder physiologischen Elemente der einzelnen Organe als wirklich verschiedene Substanzen zu betrachten. Soll eine Wurzel entstehen, so müssen zur Wurzelbildung befähigte, soll ein Blatt gebildet werden, so müssen zur Blattbildung befähigte physiologische Elemente vorhanden sein. Indem ich die so überaus anregenden und bedeutungsvollen Ideen von Sachs auf das eingehendste weiter durchdachte, bin ich zu der Vorstellung gelangt, dass diese wurzel-, blatt-, blüthenbildenden Stoffe in der befruchteten Eizelle einer Pflanze sämmtlich nebeneinander existiren und sich nach Maassgabe der Entwicklung der Pflanze, welche Entwicklung aber erst durch das Vorhandensein jener Stoffe in bestimmte Bahnen gelenkt wird, von einander sondern. Die wurzelbildenden physiologischen Elemente werden also namentlich von den sprossbildenden getrennt.

Nun ist es aber eine bekannte Thatsache, die weiter unten noch specieller berührt werden soll, dass unter bestimmten Umständen aus Sprossen Wurzeln oder aus Wurzeln Sprosse hervorspriessen können. Es müssen also in den ersteren Organen wurzelbildende, in den letzteren sprossbildende Substanzen vorhanden sein. Ich meine freilich, dass in bestimmten Organen immer nur die diesen Organen entsprechenden Substanzen erzeugt werden können, aber ich glaube, dass in den Vegetationspunkten, in dem noch nicht differenzirten Gewebe der Organe, die verschiedenartigsten Stoffe (wurzel-, spross-, blüthenbildende Substanzen etc.) entstehen. Diese verschiedenen in den Vegetationspunkten erzeugten Körper (embryonale Substanz nach Sachs), ebenso aber auch die in den einzelnen Pflanzenorganen gebildeten specifischen Substanzen können nun, wie ich mit Sachs annehme, in der Pflanze eine Translocation erfahren, und werden, was noch besonders zu betonen ist, in ihrer Bewegungsrichtung von verschiedenen äusseren Kräften (Licht, Gravitation etc.) beeinflusst.[1]) Dies letztere Moment ist z. B. bei dem Zustandekommen der Regenerationserscheinungen (vergl. § 35) von grosser Bedeutung, wie denn überhaupt die hier geltend gemachten Gesichtspunkte eine tiefere Einsicht in sehr viele physiologische Prozesse gestatten, obgleich wir noch ungemein weit von der Lösung der in Betracht kommenden Probleme entfernt sind. Dass die von Sachs ausgesprochene Idee über die Beziehung zwischen Stoff und Form der Pflanzenorgane in der That eine grosse Bedeutung besitzt, tritt sofort hervor, wenn wir einige der merkwürdigsten physiologischen Vorgänge, die man als Wachsthumscorrelationen bezeichnet, ins Auge fassen.[2])

Schneidet man z. B. an einer Kartoffelpflanze zur Zeit der noch nicht

---

[1]) Es werden nach meiner Ansicht freilich nicht die specifischen physiologischen Elemente der einzelnen Organe translocirt, aber wohl bestimmte Stoffmischungen, die aus den specifischen lebendigen Eiweissmolekülen oder physiologischen Elementen entstehen und sich auch wieder zu diesen zu regeneriren vermögen.

[2]) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. pag. 611.

begonnenen Knollenbildung den oberirdischen Theil des Laubsprosses ab, so verwandeln sich die Endknospen der Stolonen, an denen normalerweise bekanntlich die Knollen entstehen, in gewöhnliche Laubsprosse, die über die Bodenoberfläche hervortreten. Weitere Beispiele von Correlation führt Sachs in seiner citirten Schrift an und sind in einer sehr interessanten Abhandlung von Göbel[1]) zu finden. Wird das Wachsthum eines Pflanzenorgans beeinträchtigt, so können also die specifischen, für die Ausbildung dieses Organs ursprünglich bestimmten Stoffe im Organismus Bewegungen erfahren und modificirend auf das Wachsthum noch unversehrter Pflanzentheile einwirken.

§ 25. Der Athmungsprozess und das Wachsthum. Natürlich sind allein solche Pflanzenzellen zu wachsen im Stande, welche Athmungsprozesse unterhalten,[2]) denn solche Zellen, welche nicht athmen, befinden sich entweder in vollkommenem Ruhezustande, oder sie sind bereits abgestorben. Es muss aber von vornherein nachdrücklich betont werden, dass die Pflanzenathmung einen sehr verschiedenartigen Charakter tragen kann, und für uns ist hier einerseits die normale, andererseits die innere Athmung der Zellen von Interesse.[3]) Alle höheren Pflanzen sowie sehr viele Kryptogamen vermögen nur dann zu wachsen, wenn sie normale Athmung unterhalten, wenn ihnen also eine reichlichere Menge atmosphärischen Sauerstoffs zur Disposition steht. Werden diese Gewächse dagegen dem Einfluss des freien Sauerstoffs entzogen, so hört das Wachsthum ihrer Zellen völlig auf. Man hat sich häufig, zumal unter Benutzung keimfähiger Samen, von der Thatsächlichkeit der hier berührten Verhältnisse überzeugt, und ich habe noch vor kurzer Zeit bezügliche Beobachtungen angestellt.[4]) Es wurden die Samen höherer Pflanzen bei völligem Ausschluss der atmosphärischen Luft nach dem Anquellen in eine Atmosphäre von Wasserstoff, Kohlensäure oder Stickstoffoxydulgas gebracht. Die Embryonen entwickelten sich nicht, auch nicht, was ein besonderes physiologisches Interesse beansprucht, wenn das Untersuchungsmaterial sich mit dem zuletzt erwähnten Gase in Contact befand. Wurden die Samen nach Verlauf längerer Zeit bei Zutritt des freien Sauerstoffs normalen Keimungsbedingungen ausgesetzt, so trat die Evolution der Embryonen alsbald ein. Die Wurzel- sowie Stengeltheile in lebhaftem Wachsthum begriffener Keimpflanzen stellten ihr Wachsthum, wie ich ferner fand, sofort ein, wenn sie in eine Atmosphäre der oben genannten Gase gelangten. Die Zellen der höheren Gewächse sterben, wenn sie dem Einfluss des freien Sauerstoffs entzogen werden, keineswegs sogleich ab. Sie unterhalten sogar noch recht lange eine lebhafte innere Athmung, und ihr Wachsthum kann durch erneute Zufuhr atmosphärischer Luft wieder hervorgerufen werden.

[1]) Vergl. Göbel, Botan. Zeitung. 1880.

[2]) In der Fassung: „Alle athmenden Pflanzenzellen sind im Stande zu wachsen" würde dieser Satz falsch sein.

[3]) Vergl. den ersten Theil dieses Buches, § 52.

[4]) Vergl. Detmer, Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 11. H. 2.

Sehr merkwürdig sind die Beziehungen zwischen der Athmung und dem Wachsthum der Zellen der Pilze. Ich habe im 60. Paragraphen des ersten Theiles dieses Buches bereits auf die bezüglichen Verhältnisse hingewiesen, und kann mich hier somit kurz fassen.[1] Viele Pilze, z. B. die Basidiomyceten, können nur bei Zutritt des freien Sauerstoffs wachsen; sie verhalten sich den höheren Gewächsen in gewisser Beziehung also vollkommen gleich. *Mucor mucedo* sowie *M. stolonifer* wachsen ebenso nur in Contact mit freiem Sauerstoff. *Mucor racemosus* und zumal *Sacharomyces cerevisiae* sind im Stande, sowohl bei Sauerstoffzutritt als auch bei völligem Sauerstoffabschluss zu wachsen. Aehnlich verhalten sich viele Spaltpilze, ja einer derselben *(Clostridium butyricum)*, der die Buttersäuregährung hervorzurufen vermag, scheint allein bei Sauerstoffabschluss gedeihen zu können. Es ist nun aber wohl zu beachten, dass diejenigen Organismen, welche überhaupt bei Abwesenheit des freien Sauerstoffes zu wachsen vermögen, dies nur dann in normaler Weise thun, wenn sie, in Contact mit geeigneten Nährstoffen, lebhafte innere Athmung und energische zersetzende Thätigkeit (zumal Gährthätigkeit) unterhalten können.[2])

Diese Abhängigkeit des Wachsthums der Pilze von ihrer zersetzenden Thätigkeit ist durchaus verständlich, wenn man sich daran erinnert, dass für das Leben eines jeden Organismus Betriebskräfte zur Disposition stehen müssen. Wenn die Zellen dem Einfluss des freien Sauerstoffes ausgesetzt sind, so werden diese Betriebskräfte durch den Dissociationsprozess, dem die lebendigen Eiweissmoleküle oder physiologischen Elemente des Plasma unterliegen, sowie durch die in Folge normaler Athmung zur Geltung kommenden Oxydationsprozesse ausgelöst. Bei Sauerstoffabschluss kommen aber für den in Rede stehenden Zweck allein die Dissociationsvorgänge (Zersetzung der physiologischen Elemente und weitere Zersetzung der stickstofffreien Dissociationsprodukte) in Betracht. Die actuelle Energie, welche durch normale oder innere Athmung in der Pflanze gewonnen wird, besitzt nach dem, was bereits in § 8 gesagt worden, keine unmittelbare, direkte Bedeutung für den Wachsthumsprozess an sich, dagegen ist dieselbe für den Fortgang des Lebens der Zellen (und somit auch indirekt für das Wachsthum) von äusserster Wichtigkeit, und kann bei dem Zustandekommen jener das Wachsthum als solches bedingenden Vorgänge nicht entbehrt werden. Es müssen ja zur Unterhaltung des Lebens fortdauernd neue lebendige Eiweissmoleküle gebildet werden; die dazu erforderlichen Kräfte beschafft eben die Athmung.[3])

Wenn wir sehen, dass ohne Athmung (normale oder innere Athmung)

---

[1]) Die wichtigste Literatur ist auch schon am angegebenen Orte zusammengestellt.

[2]) Vergl. auch Nägeli, Theorie d. Gährung. pag. 70 und Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 1. pag. 380.

[3]) Vergl. Detmer, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 12. pag. 264.

kein Wachsthum möglich ist, so findet diese Thatsache schon ihre theilweise Erklärung in dem Gesagten. Aber es muss vor allen Dingen noch hinzugefügt werden, dass nur durch die Athmungsprozesse sowie durch die mit denselben im genauesten Zusammenhange stehenden Dissociationsvorgänge gewisser Zellenbestandtheile die für das Wachsthum bedeutungsvollen Stoffe gewonnen werden können.

Ich erinnere hier zunächst an die für das Zustandekommen des Turgors unentbehrlichen Substanzen, unter denen die Pflanzensäuren die wichtigste Rolle spielen. Diese letzteren Körper entstehen theils durch Dissociations- theils durch Oxydationsprozesse. Die Spannkraft zwischen Wassertheilchen und den Molekülen der zu osmotischen Wirkungen befähigten Substanzen kann unter geeigneten Umständen in lebendige Kraft übergehen. Dies ist bei dem Zustandekommen des Turgors der Fall, und so werden erst die für das Wachsthum unmittelbar bedeutungsvollen Betriebskräfte gewonnen.

Ferner darf nicht übersehen werden, dass durch Dissociations- sowie Athmungsprozesse diejenigen Körper entstehen, welche beim Wachsthum der Zellhäute das Material zur Zellstoffbildung liefern. Im Organismus höherer Pflanzen scheinen diese Körper nur bei Sauerstoffzutritt gebildet werden zu können;[1]) manche Pilze vermögen dieselben auch bei Sauerstoffabschluss zu erzeugen.

§ 26. Der Wassergehalt der Pflanzen und das Wachsthum. — Dass der Wassergehalt der Pflanzen von Einfluss auf das Wachsthum derselben ist, lassen bereits alltägliche Erfahrungen vermuthen. Auf dürrem Boden entwickelt sich die Vegetation weit weniger üppig, als an einem Standorte, an welchem es nicht an ausreichender Feuchtigkeitsmenge mangelt. Wir sehen das Wachsthum der Gewächse sistirt, wir sehen dieselben in den welken Zustand übergehen und schliesslich absterben, wenn ihnen unzureichende Wassermengen zur Disposition stehen. Ausgetrocknete Pflanzentheile wachsen nicht; die Zellen derselben brauchen übrigens in Folge des Wasserverlustes nicht abzusterben, sondern sie könnnen in einen Ruhezustand übergegangen sein, in welchem sie ihre Lebensfähigkeit lange bewahren.

Das Wachsthum der Zellenbestandtheile und Zellen kann allein zu Stande kommen, wenn dieselben reichliche Mengen von Imbibitionswasser enthalten, und wenn die Zellen mehr oder minder lebhaft turgesciren. Daraus ergiebt sich sofort, dass der Wachsthumsprozess in Beziehung zu allen jenen Momenten stehen muss, durch welche der Wassergehalt der Gewächse regulirt wird.

Man hat auch specielle Versuche angestellt, um zu zeigen, dass der Wassergehalt der Zellen auf das Wachsthum derselben einen bestimmenden Einfluss ausübt. So wurde z. B. von H. de Vries[2]) das Wachsthum

[1]) Ob übrigens alle Wachsthumsprozesse in den Zellen höherer Pflanzen bei Mangel des freien Sauerstoffs stille stehen, ist fraglich. Es ist z. B. möglich, dass die Amylumkörner auch bei Sauerstoffabschluss zu wachsen vermögen.

[2]) Vergl. H. de Vries, Untersuchungen über Zellstreckung. pag. 56.

von Wurzeln, die sich mit Salzlösungen in Contact befanden, untersucht. Die Salzlösungen entziehen den Pflanzenzellen mehr oder minder grosse Wassermengen; concentrirtere Salzlösungen deprimiren die Turgorausdehnung der Zellen natürlich in höherem Maasse als verdünntere Lösungen und verlangsamen das Wachsthum daher auch in erheblicherem Grade als die letzteren. Die Verlängerung der Hauptwurzeln von Maiskeimpflanzen betrug z. B. in 24 Stunden:

In einer Salpeterlösung von	Zuwachs in Millim.
0,5 %	22,0
1,0 „	16,5
1,5 „	11,5
2,0 „	7,0[1].

Im Anschluss an das hier Gesagte ist auf die interessante Thatsache hinzuweisen, dass manche Pflanzentheile, wenn sie sich in der Nähe feuchter Gegenstände entwickeln, und die Vertheilung der Feuchtigkeit auf den verschiedenen Seiten der Organe nicht die nämliche ist, Wachsthumskrümmungen erfahren, welche man als hydrotropische Krümmungen bezeichnen kann. Wortmann[2]) brachte in die Nähe wachsender Fruchtträger von *Phycomyces nitens* eine mit Wasser völlig durchtränkte Pappscheibe, und es zeigte sich, dass sich dieselben von dieser letzteren wegkrümmten. Diejenige Seite der Fruchtträger, welche der Pappscheibe zugekehrt war, sich also mit einer wasserreicheren Luft als die übrigen Seiten in Contact befand, wuchs am schnellsten und wurde convex. Wenn Wortmann keine feuchte, sondern eine trockene Pappscheibe in Anwendung brachte, so wuchsen die Fruchtträger grade nach aufwärts, woraus ersichtlich ist, dass die erwähnten Wachsthumskrümmungen keineswegs durch die Masse der Pappscheibe hervorgerufen waren. Es musste dem genannten Experimentator um so mehr daran liegen, den Beweis dafür beizubringen, dass nicht die Masse, sondern der Feuchtigkeitsgehalt der Pappscheibe die Krümmungen veranlasste, als van Tieghem kürzlich den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Wachsthumsrichtung der Mucorineen leugnete und gewisse Wachsthumskrümmungen derselben als Folge von Massenwirkungen deutete (Somatotropismus).

Mit dem negativ hydrotropischen Verhalten der Fruchtträger von *Phycomyces nitens* nahe verwandt sind gewisse Erscheinungen, welche z. B. von Sachs[3]) bei dem Studium des Wurzelwachsthums beobachtet wurden, und die man wohl als Folge eines positiven Hydrotropismus auffassen darf. Wird ein schief aufgehängter Zinkrahmen unten mit weitmaschigem Tüll überspannt, und der Apparat dann mit feuchten Sägespänen angefüllt, in denen Samen zur Keimung gebracht werden, so zeigt sich, dass die Keimwurzeln innerhalb der Sägespäne zunächst nach abwärts wachsen. Treten

[1]) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse auch Sorauer, Botan. Zeitung. 1873. pag. 145.

[2]) Vergl. Wortmann, Botan. Zeitung. 1881. pag. 368.

[3]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 208.

die Wurzelspitzen nun aber durch die Tüllmaschen in die feuchte Luft unter dem Apparat über, so wenden sich dieselben, auch wenn sie das feuchte Substrat zunächst nicht berühren, auf dem kürzesten Wege der feuchten Unterfläche der beschriebenen Vorrichtung zu, wobei der Geotropismus der Wurzeln offenbar überwunden wird. Sachs hat gezeigt, dass die Krümmungen der Wurzeln nicht in Folge von Temperaturdifferenzen auf den verschiedenen Seiten der Pflanzentheile zu Stande kommen. Vielmehr verdanken die erwähnten Krümmungen dem Vorhandensein von Feuchtigkeitsunterschieden auf der Ober- und Unterseite der Wurzeln ihre Entstehung; sie können daher nur dann zur Geltung kommen, wenn thatsächlich solche Feuchtigkeitsdifferenzen auf den beiden Seiten der Organe bestehen.

§ 27. Der Einfluss der Temperatur auf das Wachsthum. — a) Allgemeines. Die verschiedensten physiologischen Prozesse, und somit auch der Wachsthumsvorgang sowie all diejenigen Vorgänge, welche, wie z. B. die heliotropischen und geotropischen Bewegungen der Pflanzen erst durch das Wachsthum hervorgebracht werden, können nur innerhalb bestimmter Grenzwerthe der Temperatur zur Geltung kommen. Sinkt die Temperatur zu tief, so hört das Wachsthum völlig auf; steigt sie zu sehr, so ist dasselbe der Fall. Ganz besonders wichtig ist nun aber, dass das Wachsthum nicht fortdauernd lebhafter wird, wenn die Temperatur von dem unteren Grenzwerthe, dem Temperaturminimum für das Wachsthum, allmählich bis zum oberen Grenzwerthe, dem Temperaturmaximum für das Wachsthum, steigt. Vielmehr haben sehr zahlreiche Beobachtungen zu dem Resultate geführt, dass das Wachsthum allerdings zunächst mit steigender Temperatur lebhafter wird, dann aber bei einer bestimmten Temperatur, dem Temperaturoptimum für das Wachsthum, ein Maximum seiner Geschwindigkeit erreicht, um mit noch weiter steigender Temperatur wieder langsamer zu verlaufen. Es ist ferner beachtenswerth, dass das Temperaturminimum, das Temperaturoptimum sowie das Temperaturmaximum für das Wachsthum gleichnamiger Theile verschiedener Pflanzen, ja sogar für das Wachsthum verschiedener Theile ein und desselben Pflanzenindividuums durchaus nicht immer durch die nämlichen Wärmegrade ausgedrückt werden können. Auch ist daran zu erinnern, dass Temperaturen, die das Wachsthum nicht mehr zulassen, keineswegs das Zustandekommen anderer physiologischer Prozesse in demselben Organismus unmöglich zu machen brauchen, denn das Temperaturmaximum für den Wachsthumsprozess fällt nicht mit derjenigen Temperatur zusammen, durch welche lebensthätige Pflanzenzellen getödtet werden.

Wenn wir durch Beobachtung erfahren, dass nicht zu weit getriebene Steigerung der Temperatur das Wachsthum der verschiedensten Pflanzentheile begünstigt, so ist diese Thatsache unter Berücksichtigung des Umstandes verständlich, dass höhere Temperaturen die Prozesse der Dehnung der mit Plasma ausgekleideten Zellhaut durch den Turgor und der Aus-

gleichung der Elasticitätsspannung der gedehnten Zellschichten beschleunigend beeinflusst. Bei höherer Temperatur werden zweifelsohne in der Zeiteinheit bedeutendere Mengen osmotisch wirksamer Stoffe in den Zellen als bei niederen Wärmegraden gebildet. Die osmotischen Prozesse, welche die Turgorausdehnung der Zellen bedingen, verlaufen überdies bei höherer Temperatur weit schneller als bei niederer, und die Erzeugung des für die Zwecke des Wachsthums unmittelbar verwerthbaren Materials geht bei gesteigerterer Temperatur schneller vor sich als bei niederer. Alle diese Momente wirken zusammen, um das Phänomen des Steigens der Wachsthumsgeschwindigkeit bei steigender, und des Sinkens derselben bei sinkender Temperatur hervorzurufen. Uebrigens besteht, selbst bei Temperaturen, die zwischen dem Temperaturminimum und dem Temperaturoptimum für das Wachsthum liegen, kein genauer Parallelismus zwischen der Höhe der Temperatur einerseits und der Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanzentheile andererseits.

Wird das Temperaturoptimum für das Wachsthum eines Pflanzentheiles überschritten, so sinkt die Wachsthumsintensität desselben bedeutend. Die zu sehr gesteigerte Temperatur ruft Störungen in der normalen Lebensthätigkeit der Zellen hervor, welche sich äusserlich in einer Verlangsamung des Wachthums ausprägen. Bei Ueberschreitung des Temperaturmaximums für das Wachsthum nach oben und ebenso des Temperaturminimums für das Wachsthum nach unten erlischt der Wachsthumsprozess vollkommen.

b) Die Temperaturminima und Maxima für den Wachsthumsprozess.[1]) Es wird angegeben, dass manche Alpenpflanzen unter einer Schneedecke zu wachsen und zu blühen vermögen, wobei übrigens zu berücksichtigen ist, dass den Gewächsen durch Leitung sowie Strahlung Wärme von aussen zugeführt werden kann, und dass die im Organismus selbst erzeugte Wärme (Eigenwärme) den Temperaturzustand derselben beinflusst. Manche Pflanzen sind unzweifelhaft bei Temperaturen zu wachsen im Stande, die wenige Grade über dem Gefrierpunkte des Wassers liegen; ob aber bei 0°, bei welcher Temperatur die Säfte der Zellen allerdings noch nicht zu gefrieren brauchen, thatsächlich Wachsthum stattfinden kann, ist wenigstens für höhere Pflanzen noch nicht sicher dargethan. Dagegen geht aus einigen Angaben Falkenberg's (vergl. Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. II., Die Algen, pag. 175) hervor, dass einige marine Algen, welche bei Spitzbergen vorkommen, bei einer mittleren

[1]) Mit Bezug auf die reichhaltige Literatur über den hier in Rede stehenden Gegenstand ist namentlich auf folgende Schriften hinzuweisen: Sachs, Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 2, pag. 338; Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie, pag. 54; Sachs, Lehrbuch der Botanik, pag. 802; Detmer, Keimungsphysiologie, pag. 421; Köppen, Wärme und Pflanzenwachsthum, Moskau 1870; Uloth, Flora, 1871 u. 1875; Kerner, Botanische Zeitung, 1873, pag. 437; Tietz. Ueber die Keimung einiger Coniferen und Laubhölzer, Inaugural-Dissertation; Fr. Haberlandt, Versuchsstationen, Bd. 17, pag. 104 und wissenschaftlich-prakt. Untersuchungen auf d. Gebiete des Pflanzenbaues, Bd. 1, pag. 109.

Temperatur des Wassers von — 1 ° C. zu wachsen und zu fructificiren vermögen. Ueberhaupt ist meiner Meinung nach bei der Beurtheilung der Temperaturminima für die physiologischen Prozesse der Pflanzen, mehr, als dies seither geschehen, Rücksicht auf die Temperaturen zu nehmen, bei denen alles Wasser der Säfte der Zellen zu Eis erstarrt. Diese Temperatur kann aber beträchtlich unter 0 ° C. liegen. Nach Angaben von Falkenberg (L. c. pag. 314) können Oscillariaceen im Wasser von 54 ° C. noch leben.

Sehr häufig ist die niedrigste sowie die höchste Temperatur bestimmt worden, bei welcher Samen zu keimen vermögen, bei der also das Längenwachsthum der Glieder des Embryo stattfinden kann. Bei der Ausführung bezüglicher Untersuchungen müssen die Samen den Keimungsbedingungen bei verschiedenen, aber in jedem einzelnen Versuche constant gehaltenen Temperaturen ausgesetzt werden. Man sucht dies unter Benutzung von Thermostaten, die man häufig noch mit Thermoregulatoren versieht, zu erreichen, aber es liegt auf der Hand, dass sich der Ausführung derartiger Untersuchungen erhebliche experimentelle Schwierigkeiten in den Weg stellen, weshalb wenigstens manche der gewonnenen Resultate mit grosser Vorsicht aufzunehmen sind.

Es ist auch hier wieder Sachs gewesen, der mit scharfem Blick das zu lösende Problem erkannte und die ersten genaueren Beobachtungen über die Temperaturminima und Maxima für den Keimungsprozess der Samen anstellte. In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse einiger Untersuchungen von Sachs und anderer Forscher über das Temperaturminimum sowie Maximum für den Keimungsprozess verschiedener Samen mitgetheilt. Zugleich füge ich die Angaben über das Temperaturoptimum für den Keimungsprozess bei:

	Temperatur-		
	minima in ° C.	optima in ° C.	maxima in ° C.
Pinus silvestris . .	7—8	27	34
Triticum vulgare . .	5	28,7	42,5
Zea Mays	9,5	33,7	46,2
Alnus glutinosa . .	7—8	24	36
Lepidium sativum .	1,8	21	28
Linum usitatissimum	1,8	21	28
Phaseolus multiflorus	9,5	33,7	46,2
Gleditschia . . .	9	28	36
Cucurbita Pepo . .	13,7	33,7	46,2

Wird eine bestimmte Samenspecies Temperaturen ausgesetzt, die unter dem Temperaturminimum für den Keimungsprozess dieser Samenart liegen, so erfolgt die Keimung nicht. Unter dem Einfluss desjenigen Temperaturgrades, den man als Temperaturoptimum bezeichnet, findet die Keimung am schnellsten statt, d. h. die Geschwindigkeit, mit welcher das Wachsthum der Zellen des Embryo erfolgt, ist die grösste. Bei Temperaturen oberhalb des Temperaturmaximums kann keine Keimung mehr zu Stande kommen. Die vorstehenden Zahlen lassen ferner noch Folgendes erkennen:

1. Die Temperaturminima, Optima und Maxima für den Keimungsprozess verschiedener Samenspecies werden keineswegs immer durch die nämlichen Temperaturgrade zum Ausdruck gebracht.

2. Liegt das Minimum der Keimungstemperatur hoch, so liegen ebenso das Optimum und Maximum der Keimungstemperatur relativ hoch; einem niedriger liegenden Minimum entspricht auch ein niedriger liegendes Optimum und Maximum.

3. Die Differenz zwischen dem Minimum und dem Optimum der Keimungstemperatur (in °C. ausgedrückt) ist stets beträchtlicher als diejenige zwischen dem Optimum und dem Maximum.

Bei dem Studium der Abhängigkeit des Keimungsprozesses von der Temperatur ist es mit besonderen Schwierigkeiten verbunden, die Temperaturminima genau zu bestimmen. Einige Beobachter (Uloth, Kerner, Haberlandt), die bei der Ausführung ihrer Untersuchungen ein ganz besonderes Gewicht auf die Feststellung der niedrigsten Temperatur legten, bei der die Keimung überhaupt noch möglich ist, haben nun gefunden, dass dieselbe im allgemeinen viel tiefer liegt, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt. Danach keimen die Samen vieler Alpenpflanzen, aber auch diejenigen des Roggens, der Wicke, der Erbse, des Rothklees, wohl sicher noch bei Temperaturen, die zwischen 0 und 2° C. liegen.

c) Die Abhängigkeit des Wachsthumsprozesses von verschiedenen Temperaturen innerhalb der Grenzwerthe. Der hier zu behandelnde Gegenstand hat bereits das lebhafte Interesse verschiedener älterer Pflanzenphysiologen erregt. Man suchte zumal nach einer mathematischen Formel, um die Beziehungen zwischen den herrschenden Temperaturverhältnissen einerseits, sowie dem Wachsthum andererseits zum Ausdruck zu bringen, und man kam z. B. zu dem Schluss, dass die Vegetationsdauer einer Pflanzenspecies der herrschenden mittleren Temperatur umgekehrt proportional sei (Boussingault), oder die Vegetationsdauer sei dem Quadrat der mittleren Temperatur umgekehrt proportional (Quetelet)[1].

Diese Temperaturformeln, welche überdies gar nicht die Beziehung zwischen der Temperatur und dem Wachsthum an sich, sondern die Relation zwischen ersterer und der auf dem Zusammenwirken der mannigfaltigsten Lebensprozesse beruhenden Gesammtentwicklung der Pflanzen zum Ausdruck bringen, besitzen für die Wachsthumsphysiologie kaum eine Bedeutung. Für unsere Zwecke ist es zunächst allein von Wichtigkeit, genaue Daten über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf das Wachsthum

[1]) Vergl. de Candolle, Pflanzenphysiologie, deutsch v. Röper. Bd. 1. pag. 432; Boussingault, Die Landwirthschaft in ihrer Beziehung zur Physik, Chemie und Meteorologie, deutsch von Graeger. Bd. 2. pag. 436; Sachs, Pringsheims Jahrbücher. Bd. 2. pag. 370; Detmer, Keimungsphysiologie. pag. 441. In den beiden zuletzt citirten Schriften wird die Frage nach der Bedeutung der Temperaturformeln kritisch beleuchtet.

der Zellen zu erlangen, und auch hier hat zumal wieder Sachs[1]) auf diejenigen Wege hingewiesen, auf denen man zu tieferer Erkenntniss gelangen kann.

Dieser Weg besteht aber darin, dass man die Wachsthumsgeschwindigkeit von Pflanzentheilen bei verschiedenen, in den einzelnen Versuchen möglichst constant erhaltenen Temperaturen studirt, und Sachs kam z. B. bei der Untersuchung des Wachsthums der Keimwurzel von *Zea Mays* zu folgenden Resultaten:

Zeit in Stunden.	Temperatur in ° C.	Erreichte Wurzellängen in Millim.
48	42,3	5,9
48	38,3	25,2
48	34,0	55,0
48	33,3	39,0
48	26,3	24,5
2·48	17,1	2,5

Bei der Prüfung der Abhängigkeit des Wachsthums der Plumula von *Zea* von der Temperatur erhielt Sachs die folgenden Ergebnisse:

Zeit in Stunden.	Temperatur in ° C.	Erreichte Länge der Plumula in Millim.
48	42,3	4,6
48	38,3	9,1
48	34,0	13,0
48	33,3	11,0
48	26,3	5,6
2·48	17,1	4,6

In meiner Keimungsphysiologie habe ich die Resultate der Untersuchungen von Sachs sowie anderer Forscher einer eingehenden Discussion unterzogen. Hier sei nur auf das Hauptergebniss der vorliegenden exacten Beobachtungen hingewiesen, dass nämlich zunächst mit steigender Temperatur die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils bedeutender wird. Temperaturen, welche aber höher als das Temperaturoptimum für den Wachsthumsprozess eines Pflanzentheils liegen, wirken nicht beschleunigend, sondern im Gegentheil verlangsamend auf die Entwicklung desselben ein.[2])

d) Die Jahresperiode des Wachsthums. Der Umstand, dass der Wachsthumsprozess der Pflanzen nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zur Geltung kommen kann, lässt von vornherein ein helles Licht auf die Thatsache der im gemässigten sowie kalten Klima zur Zeit des Winters leicht zu beobachtenden Ruheperiode der verschiedenartigsten Gewächse fallen.[3]) Aber es ist von vornherein mit Nachdruck zu betonen, dass die niedere Temperatur des Winters, wenngleich dieselbe in ganz

---

[1]) Vergl. Sachs, Pringsheims Jahrbücher. Bd. 2 und Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 164.

[2]) Die Frage nach dem Einfluss von Temperaturschwankungen auf das Wachsthum will ich hier nicht specieller erörtern. Ich verweise den Leser nur auf die bezüglichen Untersuchungen von Köppen (Wärme und Pflanzenwachsthum, 1870), sowie von Pedersen (Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 563).

[3]) Auch manche tropische Pflanzen zeigen eine Ruheperiode in ihrer Heimath, und hier tritt dieselbe in der trockenen Jahreszeit hervor.

wesentlicher Weise unmittelbar an dem Zustandekommen der Ruheperiode betheiligt ist, dennoch in vielen Fällen nicht als der allein maassgebende Factor bezeichnet werden darf. Zwar können sich viele Pflanzen, die in unseren Breiten heimisch sind (z. B. *Bellis perennis*, *Stellaria media*, *Veronica Buxbaumii*, *Lamium purpureum* etc. etc.) zu jeder Jahreszeit, also auch im Winter, wenn es die Temperaturverhältnisse nur gestatten, entwickeln und zur Blüthe gelangen, aber andere Gewächse lassen ein durchaus abweichendes Verhalten erkennen.

Manche unserer Holzpflanzen (Eichen, Obstbäume) zeigen nämlich in besonders ausgeprägter Weise die Eigenthümlichkeit, dass die für die nächste Vegetationsperiode bestimmten Knospen im Herbst selbst in einem warmen Raume nicht oder nur sehr schwer zur Entfaltung gebracht werden können, und die Evolution der Knospen solcher Gewächse beginnt nicht allein bei uns, sondern ebenso in wärmeren Gegenden (Madeira, Nizza) erst relativ spät im Frühjahr.

Dass die Entwicklung der Knospen unserer Bäume und ebenso z. B. das Austreiben von Knollen sowie Zwiebeln bis zu einem bestimmten Grade abhängig von der Temperatur ist, unterliegt gar keinem Zweifel. Man bedenke nur, dass die Entwicklung der Vegetation im Frühjahr keineswegs in jedem Jahr genau zur nämlichen Zeit erfolgt, sondern bei wärmerer Witterung früher als bei kälterer stattfindet.[1]) Andererseits lassen aber die bereits angeführten Thatsachen deutlich erkennen, dass die Temperaturverhältnisse den Zeitpunkt des Beginns der neuen Jahresperiode der Vegetation keineswegs allein bestimmen, sondern dass dabei noch innere Wachsthumsursachen mitwirken. Wir dürfen diese inneren Ursachen unzweifelhaft als wesentlich durch den jährlich in gleichsinniger Weise wiederkehrenden Temperaturgang hervorgerufen betrachten, und danach würden also bei dem Zustandekommen der Jahresperiode der Vegetation neben den unmittelbar wirksamen Temperaturverhältnissen gewisse durch den jährlich wiederkehrenden Temperaturwechsel verursachte Nachwirkungen eine sehr erhebliche Rolle spielen.[2]) In der That lässt sich mit einer solchen Anschauung die Thatsache durchaus in Einklang bringen, dass sich die Jahresperiode mancher Pflanzen im wärmeren Klima auf die Dauer nicht erhält. So z. B. sind die Reben in Venezuela und die Kirsche auf Ceylon zu immergrünen Pflanzen geworden; die Jahresperiode, welche diese Gewächse in unseren Breiten zeigen, ist verschwunden.[3])

[1]) So sah ich während des milden Winters von 1881 auf 82 die Laubknospen von *Lonicera tartarica* im Freien am 12. Januar zur Entfaltung kommen.

[2]) Nach den neuesten, sehr werthvollen Untersuchungen Müller-Thurgaus (landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 11, pag. 813), die ich hier leider nicht mehr ausführlicher berücksichtigen kann, sind fermentative Prozesse von grosser Bedeutung für das Zustandekommen der in Rede stehenden Phänomene.

[3]) Vergl. über die hier berührten Verhältnisse Askenasy, Botan. Zeitung, 1877. pag. 824; sowie Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag. 106. Der letzte Forscher hat auch die einschlägige Literatur zusammengestellt.

Zweites Kapitel.

Die Beeinflussung des Wachsthums durch Druck und Dehnung.

§ 28. Allgemeines und Betrachtung einzelner Fälle. Nach den im 9. Paragraphen entwickelten Anschauungen ist es von vornherein sicher, dass Druckkräfte, welche von innen her auf die wachsenden Zellhäute einwirken, das Wachsthum derselben begünstigen müssen. Wenn die Turgorkraft der Zellen durch irgend welche Momente eine Steigerung erfährt, und die passiv gespannten Zellschichten in Folge dessen eine lebhaftere Dehnung erfahren, so müssen sich die Zwischenräume zwischen den Micellen dieser Schichten um etwas erweitern, und das Zustandekommen der Intussusceptionsprocesse beim Wachsthum wird dadurch erleichtert. Ueberhaupt können alle diejenigen Momente, welche eine Dehnung der gespannten Zellschichten herbeiführen (mögen die dehnenden Ursachen vom Innern der Zelle aus oder von aussen auf die gespannten Zellschichten einwirken), einen beschleunigenden Einfluss auf das Wachsthum ausüben, während eine Compression der gespannten Zellschichten im Gegentheil Verlangsamung des Wachsthums zur Folge haben wird.

Die wachsenden Zellen stehen ganz allgemein in der normal vegetirenden Pflanze durch das Vorhandensein der Gewebespannung unter dem Einfluss dehnender Kräfte sowie gewisser Druckwirkungen. Ebenso können die Zellen aber auch durch Kräfte, die ihren Ursprung nicht in den Pflanzen selbst, sondern ausserhalb derselben haben, gedehnt oder comprimirt werden. Die Modificationen, welche das Wachsthum in Folge dieser verschiedenen Momente erleidet, sind zum Theil noch wenig bekannt, aber auf jeden Fall äusserst mannigfaltiger Natur, und es sollen zunächst einige specielle Fälle angeführt werden, welche uns wenigstens im Allgemeinen über den Einfluss des Druckes sowie der Dehnung auf das Wachsthum der Zellen orientiren. Es ist übrigens zu beachten, dass die nächste Wirkung des Druckes oder der Dehnung sich nicht allein auf die gespannte Cellulosemembran der Zellen zu beschränken braucht; vielmehr können jene Kräfte zugleich das Protoplasma afficiren, gewisse Veränderungen in demselben hervorrufen und auch dadurch einen modificirenden Einfluss auf das Wachsthum ausüben.

Ueberdies ist von vornherein zu betonen, dass Druck sowie Dehnung keineswegs in allen Fällen dieselbe Wirkung auf die Pflanzentheile ausüben. Oft beeinflussen sie das Wachsthum in direkter Weise; unter anderen Umständen werden durch äussere Anstösse allein gewisse Spannkräfte in den Zellen ausgelöst. Auf ein derartiges Verhältniss ist z. B. die auf Reizwirkung zur Geltung kommende Bewegung der Ranken und anderer Pflanzentheile zurückzuführen, denn die bedeutende Arbeitsleistung bei dieser Bewegung steht in keinem Verhältniss zu der Grösse des Reizes selbst. Einer derartigen quantitativen und qualitativen Verschiedenartigkeit zwischen Reizursachen und Reizwirkungen begegnet man übrigens bei dem Studium der Reizerscheinungen, zu denen z. B. auch die heliotropischen und geo-

tropischen Phänomene gehören, ganz allgemein, ein Verhältniss, welches einigermaassen begreiflich wird, wenn man bedenkt, dass bei dem Zustandekommen der in Rede stehenden Phänomene die specifische Natur des Protoplasma eine so wichtige Rolle spielt.

1. Es ist bekannt, dass die Epidermiszellen langer Internodien sowie langer Blätter vorwiegend in longitudinaler Richtung wachsen, während breite Blätter polygonal gestaltete Epidermiszellen besitzen. Diese Verhältnisse darf man wohl auf die in Folge von Gewebespannung zu Stande kommende hauptsächlich longitudinale Zerrung der Zellen im ersteren, und auf die allseitig in der Blattfläche zur Geltung kommende Zerrung der Zellen im zweiten Falle zurückführen.[1])

2. Sehr merkwürdig ist der Einfluss, den Druckkräfte, zum Theil schon sehr schwache, auf die Ranken ausüben. Wenn eine bestimmte Seite der Ranken mit fremden Körpern in Berührung gelangt, so wird das Flächenwachsthum der Zellen eben dieser Seite bedeutend verlangsamt oder gar sistirt, während die Zellen der Gegenseite eine Wachsthumsbeschleunigung erfahren. Ich komme weiter unten auf die Wachsthumsverhältnisse der Ranken eingehender zurück; hier sei nur noch bemerkt, dass die Haupt- und Nebenwurzeln der Keimpflanzen (z. B. von *Zea* und *Pisum)*, wenn eine Seite der wachsenden Region derselben mit einem festen Körper in Berührung gelangt, in Folge ungleichseitigen Wachsthums ganz ähnlich wie die Ranken Krümmungserscheinungen zeigen.

3. Einen sehr bedeutsamen Einfluss üben die Druckverhältnisse auf das Dickenwachsthum der Pflanzen aus. H. de Vries[2]) hat über diesen Gegenstand eingehende Untersuchungen angestellt und zwar beobachtete er einerseits das normale Dickenwachsthum verschiedener Holzpflanzen, andererseits bestimmte er die Einwirkung gesteigerten oder verminderten Druckes auf das Dickenwachsthum. Eine Erhöhung des Druckes, dem das Cambium sowie das Holz schon unter normalen Umständen ausgesetzt sind, wurde in sehr einfacher Weise durch Ligaturen von Bindfaden herbeigeführt; dagegen konnte eine Herabsetzung des Rindendruckes leicht durch Längsschnitte in die Rinde bewerkstelligt werden. Die Versuche ergaben, dass die mittlere Dicke des Jahresringes unter der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung ober- oder unterhalb der Versuchsstelle. Der Einfluss der Verminderung des Rindendruckes prägte sich deutlich darin aus, dass die zu den Untersuchungen benutzten Zweige an den Versuchsstellen beträchtlich stärker als an anderen Stellen in die Dicke gewachsen waren.[3])

---

[1]) Vergl. über das Gesagte Sachs, Lehrbuch, 4. Aufl. pag. 781. Ueber Zugwachsthum vergl. auch Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. pag. 135. Ferner vergl. die werthvollen Darstellungen Detlefsen's, in Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 18.

[2]) Vergl. H. de Vries, Flora, 1872. No. 16.

[3]) Detlefsen hat auch die Erscheinung des excentrischen Dickenwachsthums der Stämme, Aeste, Zweige und Wurzeln mit der Vertheilung der Spannungsverhältnisse in

4. Es ist bekannt, dass sich das Frühlingsholz und das Herbstholz, welches die Pflanzen zu erzeugen vermögen, ganz wesentlich hinsichtlich ihrer Ausbildung von einander unterscheiden. Im Allgemeinen lässt sich dieser Unterschied wie folgt charakterisiren: a) der radiale Durchmesser der Holzzellen des Herbstholzes ist ein geringerer als derjenige der Zellen des Frühlingsholzes; b) im Herbstholz sind weniger und engere Gefässe als im Frühlingsholz vorhanden. Die extremen Formen der Frühlings- und Herbstholzbildungen sind in den Pflanzen durch Uebergangsformen mit einander verbunden. Da nun, wie in dem Abschnitt über die Gewebespannung gezeigt worden ist, die Intensität der Querspannung zur Zeit des ersten Erwachens der Vegetation relativ bedeutend ist, dann mit Beginn der Blattentwickelung (also zur Zeit der Frühlingsholzbildung) in Folge lebhafterer Transpiration der Gewächse bedeutend sinkt, um schliesslich mit fortschreitendem Dickenwachsthum der Pflanzentheile wieder zuzunehmen, so liegt die Annahme einer Beziehung zwischen der Aenderung der Spannungszustände in den Pflanzen einerseits, und der verschiedenartigen Ausbildung des Holzes in den auf einander folgenden Zeiten einer Vegetationsperiode andererseits, sehr nahe. H. de Vries[1]) ist es gelungen, solche Beziehungen in der That auf experimentellem Wege festzustellen, indem er Cambium sowie Holz seiner Versuchsobjecte in der bereits unter 3 angegebenen Weise künstlich gesteigertem oder vermindertem Druck aussetzte. H. de Vries fasst die Hauptresultate seiner Beobachtungen wie folgt zusammen (Flora, 1875):

a) Die Zahl der Zelltheilungen im Cambium hängt von dem auf das Cambium einwirkenden radialen Druck ab; je grösser dieser Druck, desto geringer wird die Zahl der Zelltheilungen in jeder radialen Reihe in der nämlichen Zeit und unter sonst gleichen Umständen sein.

b) Das Wachsthum (Streckung) der Elementarorgane des Holzes in radialer und tangentialer Richtung hängt von dem Druck ab, unter dem es stattfindet; je grösser dieser Druck, desto geringer ist die Streckung.

c) Das Verhältniss zwischen der Zahl der Gefässe und der der Holzfasern in einer Holzschicht hängt von dem Druck ab, unter dem diese Holzschicht entstanden ist; je grösser dieser Druck, desto geringer ist die relative Zahl der Gefässe.

d) Die Thatsache, dass der radiale Durchmesser der Holzfasern und die Anzahl und die Weite der Gefässe in jedem Jahrring des Holzes von

---

den Pflanzentheilen in Zusammenhang gebracht. (Wissensch. Beigabe zum Michaelis-Programm der grossen Stadtschule zu Wismar, 1881). Auch Kny (Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers, 1882, S. 57) ist der Ansicht, dass das excentrische Dickenwachsthum des Holzkörpers, abgesehen von anderweitigen Momenten, durch Spannungsverhältnisse hervorgerufen wird.

[1]) Vergl. H. de Vries, Flora, 1872, No. 16, und Flora, 1875, No. 7.

aussen nach innen abnehmen, wird durch die stetige Steigerung des Rindendruckes während des Dickenwachsthums in genügender Weise erklärt.[1])

5. Dass die Aufhebung des Druckes, dem eine Zelle ausgesetzt ist, das Wachsthum derselben steigern kann, ergiebt sich auch sehr schön bei der Betrachtung der Thyllenbildung. Die Thyllen entstehen da, wo eine wachsthumsfähige Holzparenchymzelle die Tüpfel eines benachbarten Gefässes begrenzt. Das über einem Tüpfel liegende Hautstück der Parenchymzelle wird durch den in dieser letzteren selbst herrschenden hydrostatischen Druck in die Tüpfelöffnung hineingedrückt, und die Zelle dehnt sich schliesslich durch Wachsthum in dem hohlen Raum des Gefässes bedeutend aus.

6. Werden querdurchschnittene Holzzweige in feuchtem Sand oder feuchter Luft gehalten, so quillt das Cambium häufig in Form eines Wulstes über die Schnittfläche hervor. Der sich bildende Callus entsteht durch Wachsthum unversehrter Cambiumzellen sowie benachbarter Rindenzellen, und es fragt sich, welche Momente es sind, die hier ein so lebhaftes Wachsthum der die Wundfläche begrenzenden Gewebe veranlassen. Es ist zunächst klar, dass der Druck, dem die zur Callusbildung befähigten Zellen unter normalen Verhältnissen ausgesetzt waren, in Folge des erwähnten Durchschneidens der Pflanzenorgane eine Verminderung erfährt. Diese Druckverminderung wird nach allem, was wir bereits angeführt haben, schon an sich eine Beschleunigung des Wachsthums jener die Schnittfläche begrenzenden Zellen herbeiführen können, ja es ist sogar denkbar, dass Zellen, die bereits aufgehört haben zu wachsen, durch Verminderung des auf ihnen lastenden Druckes wieder zu wachsen beginnen. Es dürfte aber dennoch zu untersuchen sein, ob nicht in Folge von Verwundungen der Pflanzentheile, abgesehen von der Druckverminderung, noch anderweitige Momente in Wirksamkeit gesetzt werden, die beschleunigend auf das Wachsthum der die Wundstelle begrenzenden Gewebe einwirken. Scheint es doch sicher zu sein, dass gewisse Reize, die ja auch in Folge von Verwundungen auf die Zellen ausgeübt werden, unter bestimmten Umständen als Ursache der Hypertrophie der Gewebe aufgefasst werden müssen, und zwar habe ich vor allem jene Reize im Auge, die zur Entstehung der so überaus mannigfaltigen Formen der Pflanzengallen Veranlassung geben.

7. Ferner ist hier auf die merkwürdige von Darwin[2]) constatirte Thatsache hinzuweisen, dass Wurzeln, deren Spitze in bestimmter Weise mit festen Körpern in Berührung gebracht wird, sich von diesen letzteren fortkrümmen. Darwin hat z. B. unter Berücksichtigung verschiedener Vorsichtsmaassregeln an die conischen Spitzen der Würzelchen von *Vicia Faba* sowie anderer Pflanzen kleine Stücke von Carton mit einer sehr

---

[1]) Hier sei auch auf gewisse sehr interessante Angaben von H. de Vries über Wundholz hingewiesen. Flora, 1876, vergl. zumal pag. 134.

[2]) Vergl. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881. Deutsche Uebersetzung. pag. 109.

dicken, rasch fest werdenden Schellacklösung festgeklebt. Die Würzelchen wurden stets durch eine Krümmung in eine Richtung gebracht, welche der Seite, an welcher der Carton klebte, geradezu entgegengesetzt war. Der Reiz, den die Wurzelspitze durch blosse Berührung mit dem Carton erfährt, soll sich bis in die Region der Wurzel, welche das lebhafteste Wachsthum zeigt, fortpflanzen und so zur Entstehung der Krümmung Veranlassung geben.

Wiesner[1]) hat die Beobachtungen Darwins wiederholt und zwar zunächst in der Art, dass er kleine Holzstückchen oder Sandkörnchen ohne Anwendung eines Klebemittels seitlich an die Wurzelspitzen andrückte. Krümmungen traten nicht ein, und daraus erhellt, dass Darwins Anschauung, nach welcher unversehrte Wurzeln, welche an ihrer Spitze einseitiger Berührung ausgesetzt werden, in Folge eines von der Spitze aus weiter nach rückwärts auf die lebhaft wachsenden Zellen fortgepflanzten Reizes Krümmungen erfahren, nicht richtig sein kann. Wiesner fand auch bei der Wiederholung der Versuche Darwins mit den Cartonstückchen, dass die Zellen der Wurzelspitzen, welche mit dem Schellack in Contact gebracht worden waren, abstarben, aber er beobachtete in der That bei diesen Versuchen das Zustandekommen von Krümmungen. Dieselben sind zweifellos Folge der Verletzung der Wurzelspitze; sie verdanken ihre Entstehung also wesentlich anderen Momenten wie diejenigen sind, welche Darwin zur Deutung der von ihm constatirten Erscheinungen herangezogen hatte. In Folge der Verletzung werden die noch unversehrten Zellen auf derjenigen Seite der Wurzel, welche verletzt worden ist, zu gesteigertem Wachsthum angeregt. Für die Beurtheilung der näheren Ursachen dieser Wachsthumserscheinung sind wohl einige unter 6 angeführte Gesichtspunkte von Interesse. Ueberdies verweise ich auf einen Erklärungsversuch von Detlefsen[2]). Auf alle Fälle ist aber klar, dass die durch Verletzungen hervorgerufene Darwin'sche Krümmung ein Wegwenden der Wurzel von derjenigen Seite, auf welcher die Verletzung erfolgte, bedingen muss, und diese Thatsache ist von grossem biologischem Interesse.

8. Sehr merkwürdig ist, dass Druckwirkungen, im Gegensatz zu den bisher berührten Fällen, häufig das Wachsthum gewisser Zellen, die ohne das nicht wachsen würden, überhaupt erst anregen. Hierher gehört wohl die Erscheinung der Entstehung einer grösseren Anzahl von Wurzelhaaren an Wurzeln, die sich in Contact mit den festen Bodenpartikelchen entwickeln, als an den in Berührung mit einer Nährstofflösung zur Ausbildung gelangenden Organen. Pfeffer[3]) fand, dass, während die Brutknospen von *Marchantia* normalerweise nur auf der nach abwärts gerichteten Seite Wurzelhaare erzeugen, auch gewisse Oberflächenzellen der Oberseite der

[1]) Vergl. Wiesner, Bewegungsvermögen etc. pag. 139.

[2]) Vergl. Detlefsen, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 627. Vergl. auch Burgerstein, Separatabdruck aus dem 18. Jahresbericht des Leopoldstädter Gymnasiums in Wien.

[3]) Vergl. Pfeffer, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 77.

Brutknospen zu Wurzelhaaren auswachsen, wenn dieselben mit feuchten festen Körpern in Contact gerathen. Die Haustorien von *Cuscuta* sowie die Haftscheiben der Ranken von *Ampelopsis* entstehen ferner nur dann, wenn die betreffenden Gewebeoberflächen in dauernde Berührung mit einem festen Körper gelangen.[1])

Die Ranken von *Ampelopsis* sind negativ heliotropisch. Sie wenden sich daher vom Licht ab und können leicht mit Stützen, Mauern etc. in Berührung kommen. Geschieht dies, so treten verschiedene merkwürdige Erscheinungen hervor, von denen uns hier aber nur das Phänomen der Haftscheibenbildung interessirt. Diese Haftscheiben bestehen aus einer Anzahl roth gefärbter Zellen, und bilden sich in Folge der Berührung der Ranken mit festen Körpern. Vermöge der Haftscheiben vermag sich der wilde Wein selbst an senkrecht stehenden Mauern zu befestigen. Es scheint, dass die Zellen der Haftscheiben eine harzartige Kittsubstanz auszuscheiden vermögen, durch welche das Zustandekommen der Befestigung der Ranken an fremden Körpern noch erleichtert wird.

9. Es ist bekannt, dass viele Pflanzen sowohl dann zu normaler Entwicklung gebracht werden können, wenn sich ihre Wurzeln in einem Bodenmaterial ausbilden, als auch in dem Falle, dass die Wurzeln sich in Contact mit einer Nährstofflösung befinden. Der Habitus der „Bodenwurzeln" einerseits und derjenigen der „Wasserwurzeln" andererseits ist aber ein wesentlich verschiedener. Jene erzeugen mehr Wurzelhaare als diese und verästeln sich weit stärker als die „Wasserwurzeln". Sollen die „Bodenwurzeln" ihre normale Ausbildung erfahren, so ist es übrigens erforderlich, dass sich dieselben nicht in einem mit Wasser übersättigten Material entwickeln. Man hat vielfach versucht, die Ursachen festzustellen, welche es bedingen, dass sich die Wurzeln in Berührung mit einem Boden einer- und mit einer Nährstofflösung andererseits so verschiedenartig ausbilden, aber es lässt sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen wohl nur behaupten, dass hier eine ganze Reihe von Faktoren (Luftzutritt zu den Wurzeln, Zustand der Pflanzennahrungsmittel, Druckverhältnisse etc.) in Betracht kommen. Dass Druckverhältnisse die Entwicklung der Wurzelhaare beeinflussen, ist bereits unter 8. angegeben worden. Ob das soeben erwähnte Moment noch anderweitige hier in Betracht kommende Wirkungen ausübt, muss durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.[2])

§ 29. Die Bewegungen der Ranken.[3]) — Als Ranken sind alle

[1]) Vergl. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. 1876, pag. 111, vergl. Pfeffer, l. c. pag. 96.

[2]) Literatur: Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie, pag. 177; Nobbe, Versuchsstationen, Bd. 4 und Bd. 10; Wagner, Journal f. Landwirthschaft 1870, pag. 103; Detmer, Versuchsstationen, Bd. 15; Perseke, Inaugural.-Dissert., Leipzig 1877; Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 1. pag. 83.

[3]) Literatur: H. v. Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827; Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, 1876; Sachs, Lehrbuch der Botanik, pag. 837; H. de Vries, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 302.

dünnen, schmalen oder fadenförmigen Pflanzentheile zu bezeichnen, welche zur Zeit ihres Längenwachsthums in Berührung mit festen Körpern (Stützen) Krümmungen erfahren. Die Ranken umschlingen die berührte Stütze und befestigen auf diese Weise den Pflanzenkörper.

Die Physiologie lehrt, dass sehr häufig Organe von sehr verschiedenem morphologischem Werth dennoch vom physiologischen Standpunkte aus als gleichwerthig betrachtet werden müssen. Hierfür bieten die Ranken ausgezeichnete Beispiele dar. Bei vielen Pflanzen, z. B. bei *Vitis, Ampelopsis, Passiflora* und wahrscheinlich auch bei Cucurbitaceen, sind die Ranken als metamorphosirte Zweige aufzufassen. Bei *Clematis* und *Tropaeolum* vermag der Blattstiel als Ranke zu fungiren. Bei *Fumaria officinalis* ist das ganze feinzertheilte Blatt für Berührung empfindlich. Bei *Pisum* verwandelt sich der ganze vordere Theil des gefiederten Blattes in eine verzweigte Ranke.

Zunächst ist es natürlich von grösster Wichtigkeit, dass die Ranken mit Stützen, welche sie zu umschlingen vermögen, in Berührung gelangen. Es verdient daher Beachtung, dass jene die Ranken tragenden Sprosse sowie die Ranken selbst, wenn sie bereits eine erhebliche Länge erreicht haben und noch gerade gestreckt sind, rotirende Nutationen machen. Die typisch entwickelten Ranken (Ranken von Cucurbitaceen sowie *Passiflora* etc.), welche wir hier besonders im Auge haben, sind zur Zeit der rotirenden Nutation im lebhaften Längenwachsthum begriffen und für Berührungen empfindlich. Jede Berührung auf der reizbaren Seite ruft eine concave Einkrümmung zunächst der berührten Stelle hervor, und die Krümmung verbreitet sich dann nach oben und unten weiter. Die Ranke legt sich um die Stütze, es kommen dadurch immer neue reizbare Stellen der noch lebhaft wachsenden Ranke mit der letzteren in Berührung, so dass sich das freie Ende des Organs in mehr oder minder zahlreichen Windungen um die Stütze schlingt. Derjenige Theil der Ranke, welcher zwischen der Basis derselben und ihrem Befestigungspunkte liegt, kann sich natürlich nicht wie das freie Ende der Ranke um die Stütze schlingen. Aber der von der Stütze ausgeübte und sich nach unten fortpflanzende Reiz ist nicht ohne Einfluss auf das fernere Verhalten des zwischen der Basis der Ranke und ihrem Befestigungspunkte befindlichen Rankentheils. Derselbe rollt sich nämlich unter dem Einflusse des Reizes korkzieherförmig ein, wobei, wie noch zu bemerken ist, aus rein mechanischen Ursachen sogen. Wendepunkte auftreten.

Wenn die in rotirender Nutation begriffenen Ranken keine Stütze finden, so ist das Verhalten der Organe ein wesentlich anderes wie dasjenige solcher Ranken, die eine Stütze erfasst haben. Sind die nicht befestigten Ranken ausgewachsen, und haben sie ihre Reizbarkeit verloren, so erscheinen dieselben in vielen Fällen noch gerade gestreckt; sie verkümmern aber alsbald und fallen ab *(Vitis, Ampelopsis)*. Bei anderen Pflanzen (Cucurbitaceen, Passifloren) rollen sich die nicht befestigten

Ranken vor dem völligen Erlöschen ihres Längenwachsthums korkzieherförmig ein und verholzen oder vertrocknen in diesem Zustande.

Diese letztere Erscheinung ist derjenigen sehr ähnlich, welche wir oben für solche Ranken, die eine Stütze ergriffen haben, angaben. Befestigte Ranken zeigen die korkzieherförmige Einrollung aber immer; die nicht befestigten Ranken vieler Pflanzen bleiben aber gerade oder rollen sich spiralig ein, und daraus erhellt, dass wir es im ersten Falle (bei den befestigten Ranken) mit einer paratonischen, im letzteren (bei den nicht befestigten Organen) mit einer spontanen Nutationserscheinung zu thun haben. Die korkzieherförmige Einrollung einer befestigten Ranke erfolgt auch sehr bald (in $^1/_2$—1 Tag), nachdem die Ranke eine Stütze ergriffen hat und noch lebhaftes Längenwachsthum zeigt, während bei den nicht befestigten Ranken der nämlichen Pflanze die in Rede stehende Einrollung, wenn sie überhaupt zu Stande kommt, erst mit dem Erlöschen des Längenwachsthums der Ranken erfolgt. Befestigte Ranken haben überdies eine längere Dauer als nicht befestigte derselben Pflanze, und alle diese Thatsachen lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass die Berührung der Ranken mit festen Körpern nicht allein von Einfluss auf das Verhalten der unmittelbar berührten Rankenpartie ist, sondern dass die Reizwirkung sich überhaupt auf das Verhalten der ganzen Ranke erstreckt.

Wird eine Ranke nur vorübergehend berührt, so streckt sich dieselbe später wieder gerade. Andauernde Berührung der Ranke, wie sie stattfindet, wenn das Organ eine Stütze erfasst hat, verursacht bleibende Krümmung. Der Druck, dem die Ranken ausgesetzt werden müssen, um sich zu krümmen, und die Zeit, die verstreicht, bis die Krümmung erfolgt, sind für die Organe verschiedener Pflanzenspecies verschieden. Die sehr empfindlichen Ranken von *Passiflora* krümmen sich unter dem Druck eines Milligramms schon in 25 Secunden. Andere Ranken, zumal diejenigen von *Ampelopsis*, besitzen einen weit geringeren Grad von Reizbarkeit.

Endlich sei noch bemerkt, dass die meisten Ranken nur dann Berührungskrümmungen erfahren, wenn ihre Unterseite gereizt wird. Andere Ranken sind auf allen Seiten reizbar.

Mit Bezug auf die Mechanik der Rankenbewegung ist zunächst zu betonen, dass bei dem Zustandekommen derselben das Wachsthum eine wichtige Rolle spielt. H. de Vries[1]) fand, dass sich allerdings solche Ranken, die eben begonnen hatten, sich unter dem Einfluss eines Reizes zu krümmen, wenn sie der Plasmolyse unterzogen wurden, wieder völlig gerade streckten, dass dagegen stark gekrümmte Ranken durch Plasmolyse nicht wieder gerade gestreckt werden konnten. Im letzteren Falle muss also die durch Turgescenzänderungen der Zellen der Ranken eingeleitete Krümmung derselben durch Wachsthumsprocesse fixirt worden sein.

Das Wachsthum der Zellen auf den verschiedenen Seiten der gereizten

---

[1]) H. de Vries, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 511.

Ranken ist nun kein gleichartiges. In vielen Fällen erfährt das Wachsthum der Zellen auf der für Berührung empfindlichen, concav werdenden Seite der Organe eine absolute Verlangsamung, während die Zellen der convex werdenden Seite eine absolute Zunahme der Wachsthumsgeschwindigkeit erkennen lassen. Dies geht z. B. aus den folgenden Angaben von H. de Vries (vergl. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1) deutlich hervor.

Ranken von	Zuwachs auf 1 Millim. der Innenseite	Aussenseite der Windungen.	Mittlerer Zuwachs an nicht gewundenen Theilen der Ranken pr. Millim.
Cucurbita Pepo	0,10 Millim.	1,40 Millim.	0,20 Millim.
„ „	0,00 „	0,55 „	0,23 „
Bryonia alba	—0,15 „	0,85 „	0,10 „
Passiflora alata	0,00 „	0,80 „	0,20 „

Dem veränderten Wachsthum auf den beiden Seiten der gereizten Ranken geht unzweifelhaft eine Veränderung der Turgorausdehnung der Zellen voraus. Die Turgorausdehnung der Zellen der concav werdenden Seite der Organe sinkt nämlich, während die Zellen auf der convex werdenden Seite eine Steigerung ihrer Turgorausdehnung erfahren. Es ist aber sicher, dass die Berührung hier nur auslösend wirkt, denn die sehr unbedeutenden Druckkräfte, welche häufig genügen, um eine energische Nutationsbewegung der Ranken herbeizuführen, reichen als solche gewiss nicht entfernt hin, um eine entsprechende Compression, resp. Verminderung der Turgorausdehnung der Zellen auf der concav werdenden Seite der Ranken zu Stande zu bringen.

Welche Ursachen die Differenz der Turgorausdehnung der Zellen auf den beiden Seiten gereizter Ranken speciell bedingen, ist, wie mir scheint, noch nicht sicher festgestellt. Wahrscheinlich beeinflusst aber der Reiz die osmotische Leistungsfähigkeit der Rankenzellen nicht, sondern derselbe wirkt nur modificirend auf die Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten derselben ein. Man darf annehmen, dass die Zellen der für Berührung empfindlichen Rankenseite in Folge eines Reizes einen Theil ihres Wassers verlieren, während die Zellen der convex werdenden Rankenseite Wasser aufnehmen und dadurch eine gesteigerte Turgorausdehnung erfahren. Die interessante Beobachtung von H. de Vries[1]), dass Ranken, wenn dieselben mit Wasser injicirt worden sind, sich viel lebhafter nach erfolgter Berührung bewegen, als wenn dies nicht geschehen ist, findet ihre Erklärung auch dann, wenn man von der Vorstellung ausgeht, dass Reize die osmotische Leistungsfähigkeit der Rankenzellen nicht verändern. Hatte dieselbe vor eingetretener Reizung der Ranken in den Zellen der convex werdenden Seite der Pflanzentheile ihre maximale Leistung noch nicht zur Geltung gebracht, so muss gesteigerte Wasserzufuhr ihre Wirkung natürlich er-

[1]) Vergl. H. de Vries, Archives Néerlandaises. T. 15.

höhen, weil jetzt in Folge veränderter Widerstandsfähigkeit des Protoplasma die Turgorausdehnung der Zellen der convex werdenden Rankenseite erheblicher werden kann.

§ 30. Die Bewegungen der Blätter von *Drosera* und anderer Pflanzen. Es giebt eine Anzahl von Blättern, welche, wenn sie berührt werden, durch Bewegung auf diesen Reiz reagiren. Diese Erscheinungen lassen sich bei der Untersuchung ausgewachsener sowie noch wachsender Blätter beobachten. Die Variationsbewegungen der ersteren interessiren uns hier aber nicht; an dieser Stelle kommen allein die Nutationen der noch im Wachsthum begriffenen Blätter in Betracht.

Die klassischen Untersuchungen, welche Darwin[1]) über die Lebensweise der fleischfressenden Pflanzen angestellt hat, haben uns auch sehr eingehend mit den Phänomenen bekannt gemacht, welche eintreten, wenn die Drüsen der Tentakeln der Blätter von *Drosera*-Arten berührt werden. Ich erwähne hier nur, dass die Tentakeln sich einbiegen, wenn die allein für Reize unmittelbar empfindlichen Drüsenköpfchen eine solche Berührung erfahren, und dass die Blattspreite, indem ihre Unterseite convex wird, ebenfalls in Folge der Berührung eine Einkrümmung erfährt. Batalin[2]) hat die Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinung, speciell an den Blättern von *Drosera longifolia*, eingehend studirt, und es ist zunächst von principieller Bedeutung, dass die in Rede stehenden Organe, gerade so wie die Ranken, nur so lange für Berührung empfindlich sind, wie sie Wachsthumserscheinungen erkennen lassen. Batalin constatirte durch Messung, dass die Berührung der Tentakeln der Droserablätter eine absolute Verlangsamung des Wachsthums der Blattoberseite, dagegen eine absolute Beschleunigung des Wachsthums der Blattunterseite zur Folge hat, und dass das Wachsthum der Blätter auch nach stattgehabter Einwirkung eines Reizes noch nicht aufhört.[3])

Aus den vorliegenden Beobachtungen geht ferner hervor, dass das Protoplasma in den Zellen der unberührten, ausgebreiteten Tentakeln der Zellhaut dicht anliegend, einen mit homogen erscheinendem Zellsaft angefüllten Raum umschliesst. In Folge der Berührung treten zunächst in den gereizten Zellen Zusammenballungen oder Aggregationen hervor, die sich dann auch in immer entfernter liegenden Zellen geltend machen.[4])

Mit Bezug auf die Mechanik der Bewegungsphänomene am *Drosera*-Blatt ist zu bemerken, dass die Zellen auf der concav werdenden Seite der Tentakeln sowie der Blattspreite, indem der Reiz, den die Drüsenköpfchen empfangen haben, bis zu diesen Zellen fortgeleitet wird, un-

---

[1]) Vergl. Darwin, Insektenfressende Pflanzen. 1876.

[2]) Batalin, Flora 1877. No. 3, etc.

[3]) Die Spreiten sowie die Tentakeln der *Drosera*-Blätter breiten sich schliesslich wieder aus.

[4]) Vergl. Fr. Darwin in Just's botanischem Jahresbericht f. 1876. pag. 931, und Schimper, Botanische Zeitung. 1882. No. 14.

zweifelkaft Wasser an ihre Umgebung abgeben. Ihre Turgorausdehnung sinkt und ihr Wachsthum wird in Folge dessen geringer. Die Zellen der Unterseite der *Drosera*-Blätter nehmen dagegen wahrscheinlich Wasser auf, und ihr Wachsthum wird somit erhöht werden müssen. Das Schliessen der Blätter der *Dionaea muscipula* scheint mit den Variationsbewegungen welche z. B. an den Blättern von *Mimosa pudica* nach erfolgter Berührung derselben zu beobachten sind, grosse Aehnlichkeit zu haben; dagegen beruhen die Bewegungen der Blätter von *Pinguicula vulgaris* wie diejenigen der *Drosera*-Blätter auf einem durch Berührung veranlassten verschiedenartigen Wachsthum der Ober- und Unterseite der Blätter.

Drittes Kapitel.

Die Wirkung der Gravitation auf das Wachsthum der Pflanzen.

§ 31. Allgemeines: a) Historisches. Wird ein Same dem feuchten Boden übergeben, so zeigt sich, dass die einzelnen Organe des zur Entwicklung gelangenden Embryo keineswegs die nämliche Wachsthumsrichtung einhalten. Die Hauptwurzel wächst vielmehr nach abwärts, während die Stengeltheile in entgegengesetzter Richtung, also nach aufwärts wachsen. Diese überaus wichtige Thatsache, welche dem Laien übrigens fast als selbstverständlich erscheint, hat schon die Aufmerksamkeit der älteren Pflanzenphysiologen erregt, und viele Forscher haben sich bemüht, die Ursachen des verschiedenartigen Verhaltens der Wurzel- einer- und der Stengeltheile andererseits festzustellen.

Man hat bereits im vorigen Jahrhundert versucht, das Problem, um welches es sich hier handelt, zu lösen,[1] aber erst Knight's[2] Fundamentalversuche brachten die Forschung auf den rechten Weg. Knight befestigte Samen an dem Umfange eines Rades, welches sich sehr schnell um eine horizontale Achse drehte. Die Wurzeln der sich entwickelnden Embryonen wuchsen in centrifugaler Richtung, die Stengel dagegen dem Mittelpunkte des Rades zu. Aehnliche Versuche wurden unter Anwendung eines sich um eine vertical stehende Achse sehr schnell drehenden Rades wiederholt. Die Wurzeln der Samen entwickelten sich in centrifugaler Richtung, welche jedoch von der horizontalen Drehungsebene des Rades um 10° nach unten abwich. Die Stengel wuchsen in centripetaler Richtung, aber um 10° nach oben abgelenkt. Je langsamer die Drehung des Rades erfolgte, um so mehr senkten sich die Wurzeln nach abwärts, und um so mehr wuchsen die Stengel in verticaler Richtung empor. Es leuchtet ein,

[1]) Vergl. die historischen Zusammenstellungen von Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Inaugural-Dissert. Breslau 1871.

[2]) Vergl. Knight, Philosophical transact. 1806. T. I, pag. 99, übersetzt in Treviranus Beiträgen zur Pflanzenphysiologie, 1811. pag. 191.

dass die Keimpflanzentheile bei diesen Versuchen der Wirkung der Schwerkraft mehr oder minder entzogen und unter den Einfluss der Centrifugalkraft gestellt worden waren, und Knight sah sich unter Berücksichtigung der Ergebnisse seiner Untersuchungen zu folgendem Ausspruch veranlasst:

„Ich glaube bewiesen zu haben, dass die Würzelchen keimender Samen zum Hinabsteigen und ihre Keime (Stengeltheile) zum Hinaufsteigen bestimmt werden durch eine äussere Ursache und nicht durch ein dem vegetabilischen Leben einwohnendes Vermögen, und ich sehe nicht, wie Einer zweifeln könne, dass die Schwere, wo nicht das einzige Agens, doch das vornehmste sei, dessen die Natur sich in diesem Falle bedient.“

Die weichen und biegsamen Theile der Wurzelspitze sollen nach Knight einfach dem Zuge der Schwerkraft folgen und dadurch das nach abwärts gerichtete Wachsthum der Wurzel herbeiführen. Die Stengel wachsen hingegen nach aufwärts, indem die Nahrungsmittel, dem Zuge der Schwerkraft folgend, sich in grösseren Mengen an der Unter- als an der Oberseite der horizontal gelegten Pflanzentheile ansammeln, so dass die unteren Gefässe sich stärker ausdehnen als die oberen und die Aufwärtskrümmung bewirken.

Diese Anschauungen Knight's sind, wie wir weiter unten sehen werden, nicht haltbar; dem genannten Forscher kommt aber das grosse Verdienst zu, mit Hülfe der Rotationsversuche festgestellt zu haben, dass die Gravitation von ganz hervorragendem Einfluss auf die Wachsthumsrichtung der Pflanzentheile ist. Wenn verschiedene Organe (Wurzeln sowie Stengel) ein und derselben Pflanze in gänzlich verschiedener Weise auf die Wirkung der Schwerkraft reagiren, so ist dies eine Folge specifischer Eigenthümlichkeiten eben dieser verschiedenen Organe, die einstweilen nicht zu erklären sind. Organe, die sich dem Erdcentrum zuwenden, werden als positiv geotropische bezeichnet (Hauptwurzeln der Keimpflanzen, die meisten aus Knollen, Rhizomen etc. hervorbrechenden Nebenwurzeln, manche beblätterte Seitensprosse, zumal solche, welche dazu bestimmt sind, Rhizome zu erzeugen oder Zwiebeln zu bilden etc.) Zu den sich vom Erdcentrum abwendenden negativ geotropischen Organen gehören in erster Linie die aufrecht wachsenden Sprossachsen, die Blattstiele, die Strünke vieler Hutpilze, die Sporangienträger von *Mucor*. Die Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen sind fast gar nicht geotropisch, d. h. die Gravitation übt keinen wesentlichen Einfluss auf ihre Wachsthumsrichtung aus. Ueberhaupt ist die Empfindlichkeit verschiedener Pflanzentheile für Schwerkraftswirkungen eine sehr verschiedene.

Johnson sowie auch Dutrochet[1]) haben die Ansicht Knight's, dass die Schwerkraft die Wachsthumsrichtung der Pflanzentheile in sehr wesentlicher Weise beeinflusse, bekämpft, de Candolle, Mohl und Hofmeister[2])

[1]) Vergl. Dutrochet, Annal. d. sc. nat. 1833. pag. 413.

[2]) Vergl. Hofmeister, Berichte d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1860; Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 3, pag. 77; Botan. Zeitung, 1868 und 1869.

stimmten der Auffassung Knight's bei, und der zuletzt genannte Forscher hat auch eine Theorie über das Wesen der Schwerkraftskrümmungen entwickelt, welche sich zunächst viele Anhänger erwarb. Nach Hofmeister folgen alle spannungslosen Pflanzentheile, zu denen er z. B. die wachsenden Wurzelregionen rechnet, dem Zuge der Schwerkraft ganz passiv. Solche Pflanzentheile hingegen, in denen Gewebespannung herrscht, richten sich, wenn sie schief oder gar horizontal gelegt worden sind, auf; sie verhalten sich demnach negativ geotropisch. Nach Hofmeister kommt die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Organe durch eine Steigerung der Dehnbarkeit des passiv gespannten Gewebes der unteren Längshälfte zu Stande.[1])

Der bedeutendste Fortschritt, welcher neuerdings auf dem uns hier interessirenden Gebiete der Pflanzenphysiologie gemacht worden ist, besteht offenbar in der Erkenntniss, dass die Gravitation das Wachsthum der Zellen beeinflussen und dadurch bestimmend auf die Wachsthumsrichtung der Pflanzenorgane einwirkt. Die gewöhnlichen geotropischen Krümmungen, genauer gesagt, die geotropischen Nutationen, sind immer (wenigstens nachdem die Schwerkraft kurze Zeit lang auf die Pflanzentheile eingewirkt hat) mit Wachsthum der Zellen verbunden, während allerdings einige Pflanzentheile (Blattgelenke von Leguminosen und Oxalideen) geotropische Erscheinungen, nämlich geotropische Variationsbewegungen, ohne jedes Wachsthum zeigen können.[2]) Diese letzteren Phänomene lassen wir hier unberücksichtigt. Ciesielski[3]) beobachtete, dass die Zellen der convexen Seite nach abwärts gekrümmter Wurzeln länger als die Zellen der concaven Wurzelseite und als die entsprechenden Zellen gerade gestreckter Wurzeln sind. Ciesielski führt überdies an, dass die geotropischen Wurzelkrümmungen nur dann stattfinden, wenn die Wurzelspitze unversehrt ist, dass dieselben dagegen unterbleiben, sobald diese entfernt oder beschädigt ist.[4])

---

[1]) Die Theorie Hofmeister's ist, wie wir sogleich sehen werden, nicht haltbar. Hier sei übrigens bemerkt, dass schon Frank (Botan. Zeitung, 1868. pag. 561) die Abwärtskrümmung der Wurzel als einen Vorgang auffasst, bei dem dieses Organ activ betheiligt ist, und dass Sachs (Lehrbuch 1874. pag. 815) auf die Thatsache der Existenz von Spannungen in den der Abwärtskrümmung fähigen Wurzelregionen hinweist.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag 308.

[3]) Vergl. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung d. Wurzel Inaugural-Dissert. Breslau, 1871. pag. 27.

[4]) Diese Ansichten Ciesielski's sind, wie Sachs zeigte (Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 433) nicht haltbar. Neuerdings hat Darwin in seinem Buche über das Bewegungsvermögen der Pflanzen wieder betont, dass die geotropischen Krümmungen der Wurzeln, die er nur als Formen der Circumnutation auffasst, allein bei unversehrter Wurzelspitze zu Stande kommen. Die an sich gar nicht geotropische Wurzelspitze soll einen Reiz empfangen und dieser soll sich auf die krümmungsfähige Wurzelregion fortpflanzen. Wiesner (das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881. pag. 105) zeigte aber, dass auch Wurzeln ohne Wurzelspitze geotropische Krümmungen erfahren. Es ist dafür nur erforderlich, dass die Wurzeln nach erfolgter Verletzung

Die vielen werthvollen Arbeiten, welche Sachs zur Erforschung des Einflusses der Gravitation auf die Pflanzen ausführte, haben, wie wir alsbald sehen werden, unter anderem insbesondere den Zweck gehabt, den Modus der Schwerkrafteinwirkung auf das Wachsthum zu ermitteln, um dadurch ein sicheres Fundament für weitere Untersuchungen zu schaffen.[1]) Ebenso hat H. de Vries[2]) ähnliche Bestrebungen in den Vordergrund gestellt und z. B. constatirt, dass erheblicher geotropisch gekrümmte Pflanzentheile, wenn sie in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, diese ihre Krümmung nicht völlig verlieren, woraus ersichtlich ist, dass die Gravitation hier auf keinen Fall allein die Turgorverhältnisse der Zellen modificirt, sondern thatsächlich einen bestimmten Einfluss auf das Wachsthum der Zellen ausgeübt hat.

b) Ausschliessung der geotropischen Krümmungen. Werden Wurzeln oder Stengel unter normalen Wachsthumsbedingungen, aber bei Abschluss des Lichtes horizontal gelegt, so krümmen sich die ersteren Organe nach abwärts, die letzteren nach aufwärts. Wir haben es hier des Lichtmangels wegen häufig mit reinen geotropischen Krümmungen zu thun. Die Wurzeln verhalten sich dabei positiv, die Stengel dagegen negativ geotropisch. Für viele physiologische Untersuchungen ist es nun von Wichtigkeit, die geotropischen Krümmungen auszuschliessen, und es sind mehrfach Versuche gemacht worden, diesen Zweck zu erreichen.

Lässt man Pflanzen, z. B. Keimpflanzen, in verticaler Ebene schnell rotiren, so werden allerdings die reinen Schwerkraftskrümmungen ausgeschlossen, da die Organe der Untersuchungsobjecte bald ihre Ober- bald ihre Unterseite der Erde zuwenden, und die Wirkung der Gravitation also alle Seiten der Organe gleichmässig trifft. Aber in diesem Falle übt die Centrifugalkraft einen bestimmenden Einfluss auf das Wachsthum aus. Bei schneller Rotation der Pflanzen in horizontaler Ebene bestimmen die Schwerkraft und die Centrifugalkraft gemeinsam die Wachsthumsrichtung, und zwar muss die Wirkung der letzteren Kraft um so mehr die Oberhand gewinnen, je schneller die Rotation stattfindet. Erfolgt die Rotation von Pflanzen in horizontaler Ebene sehr langsam, so dass keine Centrifugalkraft zur Geltung kommt, dann sind natürlich die Ursachen zur Ent-

---

noch zu wachsen vermögen, was allerdings nicht immer in ausreichendem Grade der Fall ist.

[1]) Sachs (vergl. Lehrbuch, 1874, pag. 739) hat auch darauf hingewiesen, dass nicht allein durch die Ergebnisse der Rotationsversuche, sondern auch durch andere Beobachtungen der Beweis für die Wirkung der Schwerkraft auf das Pflanzenwachsthum beigebracht werden kann. Thatsächlich wachsen gleichartige Pflanzentheile an verschiedenen Orten der Erdoberfläche nach ganz verschiedenen Richtungen, aber sie zeigen immer die nämliche Stellung zum Horizont, also auch zur Lage des Erdradius ihres Wohnplatzes. Daraus folgt, dass die Wachsthumsrichtung vieler Pflanzentheile in erster Linie von einer Kraft beeinflusst werden muss, die in ganz bestimmter Beziehung zur Lage des Schwerpunktes der Erde stehen muss. Als solche Kraft kann nur die Schwerkraft in Anspruch genommen werden.

[2]) Vergl. H. de Vries, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 502.

stehung gewöhnlicher geotropischer Krümmungen gegeben, aber es ist wichtig zu beachten, dass man durch langsame Drehung der Pflanzen in horizontaler Ebene ein Mittel in der Hand hat, die durch das Licht unter normalen Verhältnissen inducirten heliotropischen Krümmungen auszuschliessen. Dies ist selbstverständlich der Fall, wenn der Rotationsapparat im Dunkeln in Gang gesetzt wird; die heliotropischen Krümmungen treten aber ebenso nicht auf, wenn die langsame Rotation bei Lichtzutritt erfolgt, denn unter diesen Umständen ist bald die eine, bald die andere Seite der Pflanzen unmittelbar beleuchtet. Will man die geotropischen Krümmungen ausschliessen, die heliotropischen Krümmungen aber nicht ausschliessen, so verfährt man, wie es z. B. von Müller (Thurgau) geschehen ist,[1]) derartig, dass man die Pflanzen langsam in verticaler Ebene um eine horizontale Achse rotiren, und das Licht parallel dieser letzteren einfallen lässt. Handelt es sich endlich darum, sowohl die geotropischen als auch die heliotropischen Krümmungen selbst bei Lichtzutritt auszuschliessen, so benützt man den von Sachs[2]) construirten Klinostaten. Die Pflanzen rotiren unter Anwendung dieses Apparates langsam in verticaler Ebene um eine zu den einfallenden Lichtstrahlen rechtwinklig gestellte horizontale Achse. Es leuchtet ein, dass bei dieser Versuchsanstellung bald die eine, bald die andere Seite der Untersuchungsobjekte der Erde, resp. dem Licht zugewendet ist. Durch geeignete Vorsichtsmassregeln kann man auch das Zustandekommen hydrotropischer Krümmungen sowie der Berührungskrümmungen ausschliessen. Der Klinostat giebt uns also ein Mittel in die Hand, alle paratonischen Nutationen der Pflanzen zu beseitigen, und dies ist sehr wichtig, wenn es sich darum handelt, die spontanen Nutationserscheinungen der Gewächse specieller zu erforschen.

§ 32. Specielles über das Verhalten positiv geotropischer Organe.[3]) Das Verhalten positiv geotropischer Pflanzentheile ist bis jetzt namentlich unter Benutzung der Hauptwurzeln von Keimpflanzen studirt worden, und das Nachfolgende bezieht sich zumal auf die bei diesen Untersuchungen gewonnenen Resultate.

1. Die sehr eingehenden Untersuchungen von Sachs haben ergeben, dass die Abwärtskrümmung horizontal gelegter Wurzeln nicht allein von einer Zone derselben vermittelt wird, sondern dass sich die gesammte, allerdings nicht sehr ausgedehnte, wachsende Region der Wurzel an dieser Abwärtskrümmung betheiligt. Uebrigens ist zu bemerken, dass bei dieser Wurzelkrümmung die im raschesten Wachsthum begriffene Zone die wichtigste Rolle spielt, während den davor und dahinter liegenden Regionen eine geringere Bedeutung bei dem Zustandekommen der Nutation zukommt.

---

[1]) Vergl. Müller (Thurgau), Flora 1876. pag. 67.

[2]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 217.

[3]) Vergl. Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 439; Lehrb. 1874, pag. 824. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, pag. 85.

2. Dass die Wurzel bei der Abwärtskrümmung nicht einfach passiv dem Zuge der Schwerkraft folgt, sondern dabei activ betheiligt ist, geht schon aus den Versuchen Johnson's (Referat in Linnaea, Bd. 5, 1830), die vielfach wiederholt worden sind, hervor. Wenn man das eine Ende eines Fadens an einer sich abwärts krümmenden Wurzel befestigt, den Faden über eine leicht bewegliche Rolle legt, und an das andere Ende desselben ein Gewicht hängt, so zeigt sich, dass das Gewicht, wenn dasselbe nicht zu schwer ist, emporgezogen wird, während die Wurzel nach abwärts wächst. Hierher gehört auch die Thatsache, dass Wurzeln, die horizontal auf Quecksilber ruhen, mehr oder minder leicht mit ihrer nach abwärts wachsenden Spitze in das schwere Metall eindringen. Zur Ausführung der Beobachtung eignen sich zumal die eine genügende Dicke besitzenden Keimwurzeln von *Phaseolus, Pisum, Quercus* und *Zea.*

3. Hauptwurzeln, die in normaler Lage mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet sind, befinden sich der Schwerkraft gegenüber in einer Gleichgewichtslage und erfahren keine geotropischen Krümmungen. Jede Ablenkung der Wurzeln aus der verticalen Lage ruft dagegen sofort das Zustandekommen geotropischer Krümmungen hervor, und dadurch wird die Wurzelspitze alsbald wieder in die normale Richtung zurückgeführt. Die Form der Krümmung, welche an nicht vertical gestellten Wurzeln zur Geltung kommt, ist in hervorragendem Grade abhängig von dem Winkel, welchen die Wurzel ursprünglich mit der Verticalen bildete. Sachs (Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 454) sagt in dieser Beziehung: „Querzonen von gleicher Entwicklungsphase erfahren verschiedene Krümmungen während derselben Zeit, wenn sie mit der Verticalen verschiedene Winkel bilden und zwar so, dass die Krümmung um so stärker ausfällt, je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablenkungswinkel nennen will, einem Rechten nähert; ist also der Ablenkungswinkel ein Rechter, so tritt das Maximum der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also die stärkste Krümmung ein.“

4. Wenn eine Wurzel genau vertical aufgestellt wird, ihre Spitze aber nicht nach abwärts, sondern nach aufwärts gerichtet ist, so fällt jeder unmittelbare Grund zu einer geotropischen Krümmung weg, da ja die Schwere, ebenso wie bei einer gerade abwärts wachsenden Wurzel, auf alle Seiten derselben gleichartig einwirkt. Die Erfahrung zeigt aber, dass die mit der Spitze nach aufwärts gerichteten Wurzeln dennoch geotropische Krümmungen ausführen, so dass die Spitze schliesslich nach abwärts zeigt. Diese Erscheinung hat, wie Sachs (l. c. pag. 459) hervorhebt, in dem Zustandekommen spontaner Nutation der Wurzeln ihren Grund. Durch dieselben wird die Wurzelspitze aus ihrer verticalen Lage abgelenkt, und so bald dies geschehen, machen sich natürlich geotropische Krümmungen geltend.

5. Vergleicht man die Zuwachse, welche einerseits gerade nach abwärts wachsende Wurzeln, andererseits solche erfahren, die horizontal gelegt sind und sich geotropisch krümmen, so zeigt sich, dass die convexe

Oberseite der gekrümmten Organe in gleicher Zeit schneller, die concave Unterseite derselben aber langsamer als die entsprechenden Seiten gerader Wurzeln wachsen. Die Zellen innerhalb des sich krümmenden Stückes der Wurzel sind, wenn die gegeotropische Krümmung thatsächlich erfolgt ist, um so länger, je näher sie der convexen Oberseite des Organes liegen.

6. Die Nebenwurzeln erster Ordnung wachsen in einem ganz bestimmten Winkel (Eigenwinkel) aus den Hauptwurzeln hervor. Sachs (l. c. pag. 599) hat Pflanzen zur Erforschung der Richtung, welche die Nebenwurzeln allein unter dem Einflusse innerer Wachsthumsursachen einschlagen, im Dunkeln derartig rotiren lassen, dass das Zustandekommen geotropischer Krümmungen ausgeschlossen blieb. Weitere Versuche ergaben, dass die Nebenwurzeln positiv geotropisch sind, allerdings nicht in dem Grade wie die Hauptwurzeln. Es ist sehr merkwürdig, dass die Nebenwurzeln erster Ordnung, obgleich dieselben positiv geotropisch sind, doch nicht unter dem Einfluss der Gravitation senkrecht nach abwärts wachsen, sondern, wenn sie einmal eine gewisse Neigung erreicht haben, geradeaus fortwachsen. Denjenigen Winkel, unter welchen die Nebenwurzeln erster Ordnung geneigt sind, wenn ihre geotropische Krümmung aufhört, bezeichnet Sachs als geotropischen Grenzwinkel.

7. Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung, welche aus den Nebenwurzeln erster Ordnung hervortreten, sind gar nicht geotropisch; sie wachsen daher ganz ihrer Anlage gemäss gerade fort, wenn sich ihnen keine Widerstände in den Weg stellen. Dies Verhältniss besitzt eine hohe Bedeutung für das Wurzelleben der Gewächse.

§ 33. Specielles über das Verhalten negativ geotropischer Organe.[1]) — Die sich nach aufwärts krümmenden Internodien der Pflanzen werden, wie bereits angeführt worden ist, als negativ geotropisch bezeichnet, und die Untersuchungen über ihr Verhalten der Gravitation gegenüber, haben namentlich zu den folgenden Ergebnissen geführt:

1. Nur diejenigen Internodien oder Theile derselben sind, wenn sie eine horizontale oder schiefe Lage erhalten haben, im Stande, geotropische Krümmungen auszuführen, welche überhaupt oder in dieser Lage noch Wachsthumserscheinungen zeigen.

2. Bei einem horizontal gelegten Spross wächst von zwei gleichnamigen Gewebestreifen immer derjenige der unteren, convexen Seite stärker, derjenige der oberen, concaven Seite schwächer als die gleichnamigen Gewebestreifen eines aufrechten Sprosses in derselben Zeit.

3. Das Gesammt-Längenwachsthum eines horizontal gelegten sich krümmenden Sprosses ist geringer als dasjenige eines senkrecht gestellten und gerade bleibenden (vergl. Sachs, l. c., pag. 200). Dasselbe gilt auch

1) Sachs, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 193. Flora, 1873. pag. 324. Lehrbuch, 1874. pag. 817. H. de Vries, landwirthschaftl. Jahrb. Bd. 9. pag. 473.

für das Längenwachsthum horizontal gelegter und sich krümmender Wurzeln (Sachs, l. c. pag. 465).

4. Die Krümmungsform eines sich aufrichtenden Sprosses ist abhängig von der Wachsthumsgeschwindigkeit, sowie der Dicke desselben, von der Ablenkung des Sprosses von der Verticalrichtung und verschiedenen anderen Momenten. Mit Bezug auf die Ablenkung von der Verticalen ist zu bemerken, dass die Krümmung in gegebener Zeit um so stärker ausfällt, je mehr die Lage des Sprosses sich der horizontalen nähert (vergl. auch § 32 unter 3). Sachs hat Stengelstücke von *Sida napaea*, die gleiche Länge besassen, entweder sofort, oder nachdem dieselben geotropische Krümmungen erfahren hatten, in einzelne Gewebestreifen zerlegt und diese gemessen. Das Nähere zeigt die folgende Tabelle:

	Länge des Gewebestreifens in Millim.		
	Anfangs	nach 20 Stunden	
		I.	II.
concave Rinde	298,0	310,5	318,8
concaves Mark	308,8	337,5	341,5
convexes Mark	308,8	342,9	342,0
convexe Rinde	298,0	328,2	319,6

Die unter I aufgeführten Zahlen sind an Stengelstücken gewonnen worden, welche eine horizontale Lage erhalten hatten. Die Angaben unter II beziehen sich dagegen auf das Verhalten schief aufrecht gestellter Stengelstücke. Die geotropische Krümmung der letzteren Pflanzentheile ist geringer als diejenige der ersteren ausgefallen.

5. Wird ein Spross horizontal gelegt und nun, nachdem die ersten Spuren einer geotropischen Aufwärtskrümmung eingetreten sind, was nach $^1/_2$—2 Stunden der Fall zu sein pflegt, vertical gestellt, so dauert die Krümmung 1—3 Stunden lang fort und kann sehr bedeutend ausfallen. Von Anfang an vertical stehende Sprosse krümmen sich nicht; wenn sie daher, nachdem sie zuvor einige Zeit in horizontaler Lage verharrt haben, später selbst in verticaler Stellung geotropische Krümmungen erfahren, so muss sich in ihrem Gewebe eine geotropische Nachwirkung geltend machen.

6. Ein sehr eigenthümliches Verhalten der Schwerkraft gegenüber zeigen die sogen. Knoten, richtiger die Knotengelenke, der Gramineenhalme. Diese Gelenke, welche zwischen den bereits starren Internodien liegen, repräsentiren bekanntlich die Basalstücke der Blattscheiden und umfassen die Internodiumbasis in Form eines mehr oder minder hohen Ringwulstes von beträchtlicher Dicke, aber zarter, jugendlicher Structur. Für die Knotengelenke ist es besonders charakteristisch, dass dieselben, wenngleich sie in normaler aufrechter Stellung keine Wachsthumserscheinungen mehr zeigen, dennoch zu neuem Wachsthum angeregt werden, sobald ihnen eine horizontale Lage ertheilt wird. Es zeigt sich alsdann, dass die Unterseite der Knotengelenke convex, die Oberseite derselben aber concav wird, und

dass sich die Grashalme in Folge dessen wieder aufrichten.[1]) Die convex werdende Unterseite verlängert sich bedeutend, die Oberseite erfährt keine Verlängerung, sondern sogar eine mit Faltenbildung verbundene Verkürzung, wie das die folgenden Angaben von Sachs, welche sich auf das Verhalten der Knotengelenke von *Zea* beziehen, deutlich erkennen lassen.

	Länge des Knotens	
No. I.	vor	nach der Krümmung.
Oberseite	4,3 Millim.	2,5 Millim.
Unterseite	4,1 „	9,0 „
No. II.		
Oberseite	5,0 Millim.	4,5 Millim.
Unterseite	5,0 „	12,5 „

§ 34. Die Ursachen der geotropischen Krümmungen. — Es ist bekannt, dass der einzellige Organismus vieler Siphoneen, z. B. *Botrydium*, *Caulerpa*, in einen wurzelartigen und einen stammartigen Theil differencirt ist. Diese beiden Theile reagiren auf den Einfluss der Gravitation verschiedenartig, indem der eine ein positiv, der andere ein negativ geotropisches Verhalten zeigt. Die geotropischen Krümmungen, zu denen einzellige Pflanzen oder aus einer Zellenreihe bestehende Organe zweifellos befähigt sind, können unmöglich Folge einer durch die Schwerkraft hervorgerufenen unmittelbaren Veränderung der Turgorkraft des Zellinhaltes sein, denn solche Veränderungen würden eine gleichmässige Wirkung auf sämmtliche Regionen der gedehnten Zellschichten geltend machen. Vielmehr ist anzunehmen, dass die Schwerkraft bestimmend auf die Verhältnisse der Widerstandsfähigkeit des Protoplasma, speciell der Hautschicht desselben, einwirkt, und auf diese Weise das Wachsthum der Zellen beeinflusst.

Was die Ursachen der geotropischen Krümmungen solcher Pflanzentheile anbelangt, die aus vielen Gewebemassen zusammengesetzt sind (Stengel, Wurzeln), so will ich mich über dieselben an dieser Stelle noch nicht genauer aussprechen. Ich verweise den Leser auf die Darstellungen in dem Paragraphen über die Ursachen der heliotropischen Krümmungen, aus denen hervorgeht, dass einseitige Beleuchtung in den Pflanzenzellen ganz analoge Veränderungen hervorruft, wie solche unter geeigneten Umständen durch die Schwerkraft bedingt werden. Es sei hier nur bemerkt, dass die Wirkung der Schwerkraft auf vielzellige Pflanzentheile meiner Meinung nach ebenso, wie dies für einzellige Organismen angegeben worden ist, allein zu Veränderungen der Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten führt, während die Grösse der Turgorkraft der Zellen selbst durch die Gravitation nicht unmittelbar beeinflusst wird. Wenn sich z. B. das eine Ende eines horizontal gelegten Stengels negativ geotropisch nach aufwärts krümmt, so erfahren die Plasmaschichten der Zellen auf der convex werdenden Seite des Pflanzentheils Veränderungen ihrer Widerstandsfähigkeit der Turgorkraft gegenüber, die eine lebhaftere Turgorausdehnung dieser

[1]) Auf diese Weise kommt das Aufrichten des gelagerten Getreides zu Stande.

Zellen ermöglichen, während die Turgorausdehnung der Zellen auf der concav werdenden Seite in Folge verminderter Widerstandsfähigkeit ihrer dehnbaren Schichten durch den Einfluss der Schwerkraft sinkt. In Folge der angedeuteten Schwerkraftwirkung strömt den Zellen der convex werdenden Seite eine gewisse Wassermenge aus den sich concav einkrümmenden Regionen des Stengels zu. Die Turgorausdehnung und somit auch das Wachsthum der Zellen der Unterseite des Organs wird grösser als die Turgorausdehnung sowie das Wachsthum der Zellen der Oberseite. Kraus[1]) fand in der That, dass, während der Saft der beiden Hälften eines geraden Sprosses (durch Spaltung desselben parallel der Wachsthumsachse hergestellt) gleiche Concentration besitzt, der Saft der Unterseite geotropisch gekrümmter Stengel wasserreicher als derjenige der Oberseite ist. Der genannte Forscher macht z. B. auch die folgenden Mittheilungen über die Wanderung des Wassers aus der oberen in die untere Hälfte der sich geotropisch nach aufwärts krümmenden Stengel.

Versuch mit *Silphium scaberrimum*.

Anfangsgewicht	59,550 Grm.
Gewicht nach 4 Stunden (Krümmung schon deutlich)	58,492 „
Wasserverlust	1,058 Grm.

Gewichtsverhältnisse nach erfolgter Krümmung:

	Frischgewicht.	Trockengewicht.	Wassergehalt.
Obere Hälfte	28,725 Grm.	2,4749 Grm.	91,384 %
Untere Hälfte	29,767 „	2,4920 „	91,628 %

Ursprünglich ist der Wassergehalt der beiden Stengelhälften gleich gross gewesen; bei dem Zustandekommen der geotropischen Krümmung ist aber Wasser aus der concav werdenden Stengelhälfte in die convex werdende übergetreten.

§ 35. **Einige weitere Wirkungen der Schwerkraft auf das Pflanzenwachsthum.** Die Gravitation ist nicht allein im Stande, unter geeigneten Umständen zur Entstehung von Krümmungen der Pflanzentheile Veranlassung zu geben, sondern sie vermag auch in anderer Weise die Entwicklung gewisser Glieder der Gewächse in bestimmtem Sinne zu beeinflussen, und an dieser Stelle sollen die bezüglichen Thatsachen Erwähnung finden.

1. Die Brutknospen von *Marchantia polymorpha* sind ursprünglich nicht dorsiventral. Die Dorsiventralität der Organe bildet sich aber alsbald mit der Entwicklung derselben heraus. Pfeffer[2]) hat gezeigt, dass jede Wurzelhaarzelle der Brutknospen allerdings zu einem Wurzelhaar auswachsen kann, dass dies aber thatsächlich nur erfolgt, wenn die Gravitation dem in Rede stehenden Wachsthumsvorgange nicht entgegenwirkt.

---

[1]) Vergl. Kraus, Sonderabdruck aus d. Abhandlungen d. naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. 15. pag. 39.

[2]) Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 77.

Aus diesem Grunde werden auf der der Erde zugekehrten Seite der Brutknospen Wurzelhaare gebildet, auf der zenithwärts gewandten Seite aber normaler Weise keine. Es erfolgt nur dann auch auf dieser letzten Seite der Brutknospen das Auswachsen von Wurzelhaaren, wenn dieselbe in dauernde Berührung mit einem soliden Körper gebracht, und dadurch die hemmende Wirkung der Schwerkraft überwunden wird.

2. Vöchting[1]) hat bei seinen vielfältigen Untersuchungen über die Reproduktionsvorgänge abgeschnittener Wurzeln, Blätter und Stengel gefunden, dass z. B. bei diesen letzteren die neu entstehenden Wurzeln vorwiegend an der morphologischen Basis, die neu entstehenden Triebe aber zumal an der morphologischen Spitze zur Entwicklung gelangen. Sachs[2]) hat neuerdings in einer sehr bedeutungsvollen Abhandlung schlagend nachgewiesen, dass es nicht nothwendig ist, um diese merkwürdigen Erscheinungen zu erklären, die Wirksamkeit ganz specifischer morphologischer, ererbter Kräfte in der Pflanze anzunehmen. Zwar können die Momente, welche die Reproduktionsphänomene an Pflanzengliedern bestimmen, als ererbte Wachsthumsursachen auftreten, aber diese letzteren verdanken doch ursprünglich, wie Sachs in einigen Fällen sicher constatirte, dem Einfluss äusserer Kräfte (wohl zumal der Schwerkraft) auf die Pflanzen ihre Entstehung, und jene ererbten Wachsthumsursachen sind demnach nicht auf die Thätigkeit wunderbarer morphologischer Kräfte zurückzuführen, sondern sie kommen durch Nachwirkung äusserer Einflüsse zu Stande. Dass äussere Kräfte schon in ganz direkter Weise nicht ohne Bedeutung für den Modus der Reproduktionsprozesse der Pflanzen sind, ist, wie die folgenden Angaben zeigen, unzweifelhaft. Diese Thatsache spricht aber wieder, wie leicht einzusehen ist, zu Gunsten der geltend gemachten Anschauung von Sachs.

Werden Stammstücke verschiedener Pflanzen entweder in normal aufrechter Stellung oder in umgekehrter Stellung, so dass die Spitze nach unten gerichtet ist, möglichst günstigen Vegetationsbedingungen ausgesetzt, so zeigt sich, dass die Wurzelentwicklung zwar in beiden Fällen vorwiegend an der morphologischen Basis der Stammstücke erfolgt, dass aber die umgekehrten Untersuchungsobjekte auch in grösserer Entfernung von der morphologischen Basis Wurzeln produciren. Als eine Folge der Schwerkraftswirkung ist es auch anzusehen, dass, wie Vöchting fand, an manchen horizontal gelegten Zweigen die Knospenentwicklung auf der zenithwärts gerichteten Seite derselben eine Begünstigung erfährt, während an der morphologischen Basis der Zweige die Wurzelbildung zumal auf der erdwärts gekehrten Seite erfolgt. Es scheint mir, dass einige Gesichtspunkte, auf

---

[1]) Vergl. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

[2]) Vergl. Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 689. Ueber die hier in Rede stehenden Verhältnisse vergl. ferner Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 475 und Vöchting in botan. Zeitung. 1880. pag. 593.

die ich im 24. und 41. Paragraphen aufmerksam gemacht habe, ebenso bei der Beurtheilung der hier erwähnten Wachsthumsvorgänge Beachtung verdienen.

Viertes Kapitel.

Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Pflanzen.

§ 36. Allgemeines. — Die folgenden Darstellungen werden zeigen, dass sich die wachsthumsfähigen Zellen den Beleuchtungsverhältnissen gegenüber ausserordentlich verschiedenartig verhalten. Einige Pflanzentheile wachsen, wie weiter unten specieller gezeigt werden soll, im Dunkeln überhaupt nicht. Andere Pflanzentheile, wie z. B. viele Blüthen, entwickeln sich, wenn nur hinreichende Quantitäten plastischer Stoffe nicht fehlen, in dauernder Finsterniss genau ebenso wie unter normalen Umständen.[1] In vielen anderen Fällen übt das Licht einen deutlich retardirenden Einfluss auf das Flächenwachsthum der Zellen aus, während vorübergehende, resp. dauernde Verdunkelung dasselbe beschleunigt. Dies gilt sowohl für solche Organe, die sich bei einseitiger Beleuchtung der Lichtquelle zuwenden (positiv heliotropische Organe) als auch für negativ heliotropische Pflanzentheile, eine Thatsache, die für die Beurtheilung des Wesens der heliotropischen Phänomene von grosser Wichtigkeit geworden ist.

Organe, die im Dunkeln überhaupt nicht wachsen, oder alsbald zu wachsen aufhören, trotzdem es nicht an plastischen Stoffen fehlt, sind als solche anzusehen, die sich im Zustande der Dunkelstarre befinden. Als Phototonus ist dagegen derjenige Zustand eines Pflanzentheiles zu bezeichnen, in welchem derselbe in charakteristischer Weise auf Differenzen der Beleuchtungsverhältnisse reagirt.

§ 37. Das Etiolement. — a) Die Formbildung etiolirter Pflanzen.[2] Die tägliche Erfahrung lehrt, dass Pflanzen, die bei völligem Abschluss des Lichts zur Entwicklung gelangt sind, sich mit Rücksicht auf die Gestaltungs- und Dimensionsverhältnisse ihrer einzelnen Theile in sehr wesentlicher Weise von den unter normalen Verhältnissen erwachsenen grünen Individuen derselben Pflanzenspecies unterscheiden. Bonnet, Senebier, sowie verschiedene andere ältere Physiologen haben den Phänomenen des Etiolements der in dauernder Finsterniss erwachsenen Pflanzen schon ihre Aufmerksamkeit zugewendet, aber es muss betont werden, dass erst durch die neueren von Sachs vorgenommenen Beobachtungen eine sichere Basis zur Beurtheilung der in Rede stehenden Er-

---

1) Vergl. Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen, pag. 33, und Askenasy, Botan. Zeitung 1876, No. 1.

2) Literatur: de Candolle, Physiol. végétale. 1832, T. 3, pag. 1079; Sachs, Botan. Zeitung 1863, Beilage; Kraus, Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 7; Detmer, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen, 1880, pag. 464.

scheinungen gewonnen worden ist. Dieser Forscher liess es sich nämlich vor allen Dingen angelegen sein, die Gestalt- sowie Formveränderungen, welche die Pflanzen bei völligem Abschluss des Lichtes erfahren, genau zu constatiren, und diese Beobachtungen sowie diejenigen einiger anderer Physiologen haben namentlich zu folgenden Resultaten geführt.

In ausserordentlich vielen Fällen erfahren die Stengeltheile der in dauernder Finsterniss erwachsenen Pflanzen eine bedeutende Ueberverlängerung. Derartig verhalten sich z. B. die hypocotylen Glieder solcher Keimpflanzen, deren Cotyledonen über die Erde emporgehoben werden, die auf das hypocotyle Glied folgenden Internodien vieler Pflanzen, die Stengeltheile, die aus Knollen oder Zwiebeln (*Hyacinthus*, *Tulipa* etc.) hervorgehen. Dagegen verlängert sich das hypocotyle Glied solcher Keimpflanzen, deren Cotyledonen im Boden stecken bleiben, im Finstern nicht besonders. Die Hopfensprosse erreichen dieselbe Länge, mögen sich dieselben unter normalen Umständen oder in dauernder Finsterniss ausbilden. Die etiolirten Stengeltheile besitzen in der Regel einen geringeren Durchmesser als die normalen; dies ist aber keineswegs immer der Fall.

Mit Rücksicht auf das Verhalten der Laubblätter höherer Pflanzen im Finstern ist zu bemerken, dass die etiolirten Blätter monocotyler Gewächse ganz allgemein eine beträchtlichere Länge, aber eine geringere Breite als die normalen Organe besitzen. Die Spreite der Blätter dicotyler Pflanzen bleibt dagegen im Finstern in ihrer Entwicklung fast immer in jeder Richtung bedeutend hinter der Ausbildung der Spreite unter normalen Umständen erwachsener Blätter zurück. Zu bemerken ist übrigens, dass die Blätter von *Beta* sowie *Tragopogon* auch im Dunkeln recht erhebliche Dimensionen erreichen.

Man sieht also, dass sich die Vegetationsorgane der Pflanzen dauerndem Lichtmangel gegenüber sehr verschiedenartig verhalten, und um dies so recht klar hervortreten zu lassen, braucht man z. B. nur Erbsenkeimpflanzen einerseits am Licht, andererseits im Finstern zur Entwickelung zu bringen. Die etiolirten Keimpflanzen zeichnen sich den normalen gegenüber durch den Besitz sehr langgestreckter Internodien aus, während ihre Blätter winzig klein bleiben. Werden verschiedene Pflanzenindividuen derselben Art zwar sämmtlich bei Zutritt des Lichts, aber unter dem Einfluss eines Lichtes von verschiedener Intensität cultivirt, so ergiebt sich, dass sich diejenigen Untersuchungsobjekte in ihrer Formbildung am meisten völlig etiolirten Pflanzen nähern, welche dem Licht von geringster Helligkeit ausgesetzt gewesen waren.

Nicht allein normalerweise grün gefärbte, sondern auch chlorophyllfreie Pflanzentheile erfahren, wenn sich dieselben in constanter Finsterniss entwickeln, eigenthümliche Formveränderungen. Sehr viele Blumenblätter entwickeln sich allerdings in dauernder Finsterniss, wenn nur hinreichende Quantitäten plastischer Stoffe vorhanden sind, ebenso wie unter normalen Verhältnissen. Dagegen ist es z. B. bekannt, dass die Perigonblätter von

Crocus sowie *Colchicum* bei Lichtabschluss deutliche Etiolirungserscheinungen erkennen lassen. Brefeld[1]) hat gezeigt, dass der Hut eines Pilzes (*Coprinus stercorarius*) in constanter Finsterniss sehr klein bleibt, während dagegen sein Stiel eine abnorme Länge erreicht.

b) Weitere Eigenthümlichkeiten etiolirter Pflanzentheile. 1. Die Zellen etiolirter Pflanzentheile, namentlich diejenigen solcher Stengeltheile, welche im Finstern eine bedeutende Länge erreichen, sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Cellulosemembranen ein viel geringeres Dickenwachsthum als die Membranen der entsprechenden Zellen normal entwickelter Pflanzentheile erfahren.

2. Die Untersuchungen von Kraus haben ergeben, dass die Zellen etiolirter Internodien viel länger (zuweilen um das 5fache länger) als die entsprechenden Zellen normal ausgebildeter Stengeltheile sind. Neben dieser Zellüberverlängerung macht sich aber bei dem Zustandekommen des Etiolements der Internodien zugleich eine Zellübervermehrung geltend. Die folgende Tabelle lässt diese Verhältnisse klar hervortreten.

Name der Pflanzen.	Grösse des Internodiums in Millim.		Grösse einer Epidermiszelle in Millim.		Anzahl der Epidermiszellen.	
	Normal.	Etiolirt.	Normal.	Etiolirt.	Normal.	Etiolirt.
Lychnis Githago . .	15,6	104,3	0,2300	1,3756	69	77
Cucurbita Pepo . .	50	244	0,0825	0,2076	606	1652
Convolvulus tricolor	39	66	0,2345	0,4366	106	151
Phaseolus vulgaris .	99	199	0,0736	0,1931	1345	1030

3. Godlewski[2]) sowie andere Beobachter haben feststellen können, dass solche Pflanzentheile, welche, wie zumal die Internodien, im Finstern eine Ueberverlängerung erfahren, procentisch erheblich wasserreicher als die entsprechenden grünen Organe sind. Die im Dunkeln sehr klein bleibenden Blätter dicotyler Pflanzen enthalten dagegen procentisch weniger Wasser als die normal ausgebildeten Pflanzentheile.

c) Die Ursachen der Etiolirungserscheinungen. Es ist vor allem zu bemerken, dass manche Erscheinungen, welche zumal längere Zeit im Dunkeln verweilende Pflanzen erkennen lassen, einfach Folge von Nahrungsmangel sind. Diese Phänomene lassen wir hier natürlich unberücksichtigt, denn dieselben haben mit einer direkten Einwirkung der Beleuchtungsverhältnisse auf die Pflanzen nichts zu thun. Dagegen ist in erster Linie darauf Gewicht zu legen, dass viele Organe (namentlich Stengeltheile) im Dunkeln eine Ueberverlängerung erfahren, während andere (Blätter dicotyler Pflanzen) in dauernder Finsterniss sehr klein bleiben, und dass diese Erscheinungen unzweifelhaft als direkte Folge des Lichtmangels anzusehen sind.[3])

[1]) Vergl. Brefeld, Separatabdruck a. d. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin. 1877. pag. 4.

[2]) Vergl. Godlewski, Bot. Ztg. 1879. No. 6.

[3]) Werden Pflanzen einerseits im Dunkeln, andererseits bei Zutritt des Lichts, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre cultivirt, so zeigt sich, wie Godlewski fand, dass die

Die Thatsache, dass die Internodien dicotyler Pflanzen im Dunkeln sehr lang werden, während die Blätter klein bleiben, und dass bei Zutritt des Lichts kurze Stengeltheile sowie relativ grosse Blätter entstehen, hat, wie hier noch Erwähnung finden mag, verschiedene Forscher veranlasst, die gesammten Etiolirungserscheinungen als Folge einer gegenseitigen Beeinflussung des Wachsthums der Organe aufzufassen. Einer solchen Anschauung gegenüber sind schon von vornherein principielle Bedenken geltend zu machen, und ich habe in meiner vergleichenden Physiologie des Keimungsprozesses der Samen (pag. 506) namentlich unter Berücksichtigung gewisser Beobachtungen Godlewski's gezeigt, dass die eigenthümlichen Etiolirungsphänomene gewiss nicht allein auf eine wechselseitige Beeinflussung des Wachsthums der Organe zurückgeführt werden können.

Es muss daher auf alle Fälle untersucht werden, welchen Einfluss die Beleuchtungsverhältnisse selbst auf das Wachsthum der Zellen ausüben, und zunächst beansprucht in dieser Beziehung die Frage nach den Ursachen der Ueberverlängerung vieler Organe im Dunkeln unser Interesse. Die Grösse der Turgorausdehnung der Zellen und damit auch das Wachsthum derselben ist abhängig von der Grösse der Turgorkraft einerseits und andererseits von der Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass die constante Dunkelheit auf die beiden soeben erwähnten Wachsthumsmomente einen Einfluss ausübt, der eine Wachsthumsbeschleunigung zur Folge hat. Wiesner sowie H. de Vries[1]) haben gefunden, dass überverlängerte etiolirte Organe reicher an Pflanzensäuren als die entsprechenden normal entwickelten Pflanzentheile sind. Diese Substanzen besitzen aber als osmotisch sehr leistungsfähige Körper eine grosse Bedeutung für das Zustandekommen einer energischen Turgorkraft in den Zellen, und daher verdienen die Angaben der genannten Forscher unsere volle Beachtung. Es ist überdies wahrscheinlich, dass Lichtmangel, ebenso wie derselbe die Turgorkraft der Zellen steigert, zugleich auch die Widerstandsfähigkeit der gespannten Zellschichten (zunächst wohl nur diejenige der Plasmaschichten) der Turgorkraft gegenüber modificirt, so dass also verschiedene Momente zusammen wirken, um eine recht bedeutende Turgorausdehnung der Zellen gewisser etiolirender Organe herbeizuführen. Damit ist aber auch die Bedingung für ein recht ausgiebiges Flächenwachsthum der Zellen dieser Pflanzentheile gegeben, wie denn überhaupt fast die sämmtlichen Eigenthümlichkeiten der überverlängerten Organe auf die in Folge des Lichtmangels zur Geltung kommenden Veränderungen des Turgorzustandes der Zellen zurückgeführt werden können.

Mit Bezug auf die Etiolirungserscheinungen der im Finstern sehr klein bleibenden Blätter ist zunächst die G. Kraus'sche Selbsternährungs-

---

letzteren sich auch in diesem Falle in ihrer Formbildung ganz wesentlich von den ersteren unterscheiden; ihre Stengeltheile sind im Vergleich zu denjenigen der etiolirten Pflanzen kurz, ihre Blätter erreichen aber relativ erhebliche Grösse.

[1]) Vergl. H. de Vries, Bot. Ztg. 1879. pag. 852.

theorie von der Hand zu weisen, nach welcher die erwähnten Organe nur dann wachsen, wenn sie assimilatorisch thätig sind. Dass ein ausgiebiges Wachsthum nur dann erfolgen kann, wenn hinreichende Nährstoffquantitäten vorhanden sind, ist selbstverständlich; aber viele Blätter bilden sich auch dann im Finstern winzig aus, wenn es nicht an Nährstoffen fehlt. Ebenso ist die Ansicht Batalins[1]), dass die Blätter im Finstern nicht wachsen, weil die Zellen derselben sich unter diesen Umständen nicht normal theilen, wie Prantl[2]) dargethan hat, unhaltbar.

Handelt es sich darum, die Ursachen des eigenthümlichen Verhaltens der Blätter dicotyler Gewächse zu ermitteln, so ist in erster Linie zu betonen, dass dieselben im Zustande des Phototonus, d. h. unter normalen Verhältnissen, wo sie dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind, genau so wie alle übrigen Pflanzentheile eine Beeinträchtigung des Flächenwachsthums ihrer Zellhäute durch das Licht sowie eine Steigerung desselben durch Dunkelheit erkennen lassen. Ich komme darauf im folgenden Paragraphen zurück. Unter dem Einfluss constanter Finsterniss müssen die Blattzellen daher in einen pathologischen Zustand versetzt werden, der eben das normale Flächenwachsthum ihrer Zellhäute verhindert. Worin aber das Wesen dieses krankhaften Zustandes zu suchen ist, kann heute noch nicht mit Bestimmtheit angegeben werden. Es ist möglich, dass Lichtzutritt überhaupt erst das Zustandekommen normaler Turgorverhältnisse in den Blattzellen hervorruft, und damit würde die Thatsache des relativ geringen Wassergehaltes etiolirter Blätter in Einklang stehen; ferner hat das Licht aber auch wohl eine Bedeutung für die Bildung des für das Blattwachsthum geeigneten Materials aus vorhandenen organischen Substanzen.

Dieser letztere Punkt gewinnt eine ganz besondere Bedeutung, wenn man die Resultate ins Auge fasst, zu denen Sachs[3]) bezüglich des Etiolements unter Anwendung einer ganz neuen Untersuchungsmethode gelangt ist. Man bringt z. B. Pflanzen von *Cucurbita* im Freien zur Entwicklung und führt nach einiger Zeit die Knospe am Ende des Stengels des Untersuchungsobjektes in einen dunkeln Raum, z. B. einen mehrere Fuss hohen Kasten, ein, während der übrige Theil der Pflanze, die bereits mehrere Blätter producirt haben muss, dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt bleibt. Dieser letztere Theil der Pflanze besorgt die Ernährung des gesammten Untersuchungsobjektes. Dieselbe kann, was von besonderer Wichtigkeit erscheint, ganz normal vor sich gehen, und die erzeugten plastischen Stoffe strömen auch der im Finstern verweilenden Knospe in reichlicher Menge zu. Der Entfaltung der Knospe im Dunkeln steht also nichts im Wege; es entstehen prächtig ausgebildete etiolirte Sprosse, ja Sachs ist es mit Hülfe der in Rede stehenden Methode sogar gelungen, reife Früchte

[1]) Batalin, Botan. Ztg. 1871. pag. 669.
[2]) Vergl. Prantl, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 384.
[3]) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. pag. 428 u. 646.

von *Cucurbita* mit keimfähigen Samen bei völligem Lichtabschluss zur Entwicklung zu bringen.

Das principiell Neue dieser Methode besteht nun darin, dass nicht die ganze Pflanze, sondern nur ein Theil derselben ins Dunkle gelangt. Unter diesen Umständen nimmt das Etiolement nun merkwürdiger Weise eine ganz andere Form wie bei totaler Verfinsterung der ganzen Pflanze an. Dies prägt sich namentlich darin aus, dass die im Dunkeln zur Entwicklung kommenden Blätter dicotyler Pflanzen nicht krankhaft und sehr klein erscheinen, sondern fast ihre normale Grösse erreichen. Das in Rede stehende Phänomen bedarf weiterer eingehender Untersuchung; aber es scheint wirklich, dass die dem Licht ausgesetzten Blätter blattbildende Stoffmischungen erzeugen, die nun nach erfolgter Translocation auch von den entsprechenden Organen im Finstern für ein ausgiebiges Wachsthum ihrer Zellen verwerthet werden können.

§ 38. Der Einfluss des Beleuchtungswechsels auf das Pflanzenwachsthum.[1]) Die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles ist bekanntermaassen abhängig von einer Reihe äusserer Faktoren (Feuchtigkeits-, Wärme-, Beleuchtungsverhältnisse etc.). Soll nun z. B. der Einfluss dieser letzteren auf das Wachsthum studirt werden, so muss dafür Sorge getragen werden, dass die übrigen erwähnten Faktoren, während die Beleuchtungsverhältnisse selbst wechseln, immer in genau derselben Weise auf die Untersuchungsobjekte einwirken. Dieser Forderung hat Sachs, wie keiner vor ihm, bei der Ausführung seiner Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum Rechnung getragen, und aus diesem Grunde sind auch die Untersuchungsresultate des genannten Forschers von so grosser Bedeutung geworden. Werden Pflanzen möglichst constanter Temperatur und möglichst constant bleibenden Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt, so zeigt sich, dass der Wechsel der Beleuchtung, der im Laufe von 24 Stunden auf die Gewächse einwirkt, das Wachsthum derselben in hohem Grade beeinflusst; die durch das Licht inducirte tägliche Wachsthumsperiode tritt unter diesen Umständen deutlich hervor. Es zeigt sich im Allgemeinen, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanzen vom Morgen bis zum Abend fortdauernd abnimmt, um dann vom Abend bis zum Sonnenaufgang am andern Morgen wieder bedeutender zu werden. Das Licht übt also einen retardirenden Einfluss auf das Wachsthum aus, während Dunkelheit dasselbe befördert. Man kann diese Thatsache zuweilen schon durch einfache Messung der Grösse des Zuwachses mit Hülfe eines Millimetermassstabes constatiren; in anderen Fällen

[1]) Literatur; Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 99; Prantl, ebendas., Bd. 1, pag. 371; Strehl, Untersuchungen üb. das Längenwachsthum der Wurzel etc. Inaugural.-Dissert., 1874. Stebler, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 11, pag. 47; Baranetzki, Mém. de l'academ. imp. de St. Pétersbourg, ser. 7, T. 27, No. 2; Vines, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2, pag. 114 u. 131; Fr. Darwin, ebendas. pag. 521; Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl.

muss man sich zur Feststellung der Zuwachsgrösse besonderer, sehr genau arbeitender Apparate, z. B. des Auxanometers, bedienen.[1])

Sachs hatte das Phänomen der durch das Licht inducirten Wachsthumsperiode zunächst für Stengeltheile festgestellt. Die Untersuchungen von Prantl, Vines sowie Stebler haben aber ergeben, dass auch das Wachsthum der Blätter sowie der Wurzeln in derselben Weise wie dasjenige der Internodien vom Licht retardirend beeinflusst wird.

Bestimmt man die Zeit, zu welcher das Wachsthum verschiedener Pflanzentheile im Laufe von 24 Stunden am schwächsten, resp. am stärksten ist, so ergiebt sich, dass die täglichen Minima sowie Maxima der Wachsthumsgeschwindigkeit nicht in allen Fällen genau auf die nämlichen Stunden fallen. Ferner ist wichtig, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit einer aus der Finsterniss ans Licht gebrachten Pflanze nicht sogleich ihr Minimum erreicht, und dass die Wachsthumsgeschwindigkeit ebenso nicht sogleich auf ihren Höhepunkt steigt, wenn eine Pflanze ins Dunkle gebracht wird, sondern dass der Einfluss der veränderten Beleuchtungsverhältnisse sich erst allmählich im vollen Umfange geltend macht. Damit im Zusammenhange steht auch die Thatsache, dass Pflanzen, die zunächst längere Zeit unter normalen Verhältnissen, d. h. unter dem Einfluss des Wechsels von Tag und Nacht vegetirt haben, das Phänomen der täglichen Wachsthumsperiode noch mehr oder minder lange Zeit erkennen lassen, wenn sie fortan in constanter Finsterniss verweilen. Wir haben es hier mit einer deutlich erkennbaren Nachwirkungserscheinung zu thun, und Baranetzki fand z. B. die Tagesperiode des Stengelwachsthums von *Helianthus tuberosus* im Finstern noch 14 Tage lang anhaltend.

Handelt es sich darum, den retardirenden Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum zu studiren, so kann man auch derartig verfahren, dass man einen Theil der Untersuchungsobjekte kurze Zeit lang beleuchtet, andere Untersuchungsobjekte aber während der nämlichen Zeit ins Dunkle bringt und in beiden Fällen die Zuwachsgrösse ermittelt. Unter Umständen ist es geboten, die gesammten Beobachtungen an ein und demselben Pflanzentheil, den man bald ins Dunkle bringt, bald dem Einfluss des Lichtes aussetzt, vorzunehmen. So fand Vines, dass auch das Wachsthum einzelliger Pilze *(Phycomyces nitens)* retardirend durch das Licht beeinflusst wird. Analoge Ergebnisse haben anderweitige Beobachtungen geliefert, und es verdient hier noch besonders auf das Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile hingewiesen zu werden, indem Müller (Thurgau), Wiesner sowie Fr. Darwin (der letztere experimentirte z. B. mit den negativ heliotropischen Keimwurzeln von *Sinapis alba)* gefunden haben, dass das Wachs-

---

[1]) Abbildungen dieses Apparates sowie anderweitiger findet man bei Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Auflage, pag. 799 u. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 85.

thum derselben ebenso wie dasjenige positiv heliotropischer Organe unter sonst gleichen äusseren Bedingungen im Licht schwächer als im Finstern ist.[1])

Es kann mit aller Bestimmtheit ausgesprochen werden, dass nicht sämmtliche Strahlengattungen des gemischten weissen Lichtes in der nämlichen Weise hemmend auf das Wachsthum einwirken; vielmehr lassen die allerdings noch nicht sehr zahlreichen Untersuchungen erkennen, dass insbesondere die stärker brechbaren Strahlen das Wachsthum verlangsamen, während die weniger brechbaren Strahlen einen ähnlichen Einfluss wie Lichtmangel auf das Zellenwachsthum ausüben. Vines fand, dass das Wachsthum des *Phycomyces nitens* erheblich verlangsamt wird, wenn der Pilz den durch eine Lösung von Kupferoxydammoniak gegangenen Lichtstrahlen ausgesetzt wurde, während das Wachsthum des Pilzes unter dem Einfluss des Lichtes, welches eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali passirt hatte, in ähnlicher Weise wie im Finstern erfolgte. Ebenso giebt Sachs an, dass die Stengeltheile von Keimpflanzen im gemischten gelben Licht Etiolirungsphänomene zeigen, während sie im gemischten blauen Licht ihre normale Länge erreichen. Ich werde ferner weiter unten zeigen, dass auch das Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen der Pflanzentheile vor allem durch die brechbareren Lichtstrahlen vermittelt wird, und man sieht also, dass gerade diejenigen Strahlen des Sonnenlichtes für das Wachsthum die hervorragendste Bedeutung besitzen, welche für die rein chemischen Prozesse in der Pflanzenzelle (Assimilation, Chlorophyllbildung) von untergeordneter Wichtigkeit erscheinen. Ich will noch erwähnen, dass der retardirende Einfluss der brechbaren Strahlen auf das Wachsthum sich auch dann geltend macht, wenn es nicht an hinreichenden Mengen plastischer Stoffe, die für die Zwecke des Wachsthums verwerthet werden können, mangelt.

Handelt es sich um die Beantwortung der Frage, weshalb die Lichtstrahlen und insbesondere die brechbareren Strahlen hemmend auf das Wachsthum einwirken, so ist zu bemerken, dass die Verlangsamung des Wachsthums einzelliger Pflanzen, aus einer Zellenreihe bestehender Organe, sowie complicirter gebauter Pflanzentheile zu Stande kommen kann, indem die Lichtstrahlen in irgend einer Weise die Widerstandsfähigkeit der Hautschicht des Protoplasma verändern. Die Hemmung des Wachsthums der Pflanzentheile durch das Licht kann aber, abgesehen von dem soeben erwähnten Momente, überdies noch durch Verminderung der osmotischen Leistungsfähigkeit des Zellinhaltes und damit der Turgorkraft der Zellen herbeigeführt werden. A. Mayer sowie Kraus[2]) haben wenigstens constatiren können, dass die Acidität des Saftes der Blätter verschiedener

[1]) Vergl. Wiesner (Separatabdruck aus d. 43. Bde. d. Denkschriften d. Wiener Acad. pag. 13) hat gezeigt, wie hier noch bemerkt werden mag, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheiles im Allgemeinen mit steigender Lichtintensität ab, mit sinkender Lichtintensität aber zunimmt.

[2]) Kraus, Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Sitzung v. 13. März 1880.

Pflanzen zur Zeit der Nacht eine grössere als am Tage ist, und diese Thatsache lässt auf eine Steigerung der Turgorkraft des Zellinhaltes durch Dunkelheit, sowie auf eine Verminderung derselben durch Lichtwirkung schliessen.

Untersucht man den Verlauf des Wachsthums an solchen Pflanzentheilen, die im Freien gewöhnlichen Vegetationsbedingungen ausgesetzt sind, so ist gar nicht zu erwarten, dass die durch das Licht inducirte Tagesperiode des Zuwachses stets deutlich hervortritt. Der Wachsthumsprozess wird ja nicht allein von der Lichtwirkung als solcher, sondern überdies von einer ganzen Reihe anderweitiger Factoren, zumal den herrschenden Temperatur- sowie Feuchtigkeitsverhältnissen, beeinflusst. Wenn also auf eine relativ kühle Nacht ein warmer, regnerischer Tag folgt, so kann die retardirende Wirkung des Lichtes während dieses Tages vollkommen unkenntlich werden. Der Zuwachs ist in der Nachtzeit trotz der Dunkelheit der niederen Temperatur wegen ein geringfügiger; er wird in unserem Specialfalle am Tage viel erheblicher, weil die Pflanze nun günstigeren Temperatur- sowie Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt ist, und die Verlangsamung des Wachsthums durch das Licht tritt gar nicht hervor.

§ 39. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. a) Zur Orientirung. Wenn Pflanzentheile von allen Seiten gleichmässig beleuchtet werden, so ist keine Veranlassung zur Entstehung heliotropischer Krümmungen gegeben. Bei einseitiger Beleuchtung treten aber Krümmungen auf, und die tägliche Erfahrung lehrt schon, dass die im Zimmer cultivirten Gewächse sich sehr häufig dem Licht zuwenden. Es existiren aber auch Pflanzentheile, die sich vom Licht abwenden. Man unterscheidet daher zwischen positiv und negativ heliotropischen Pflanzentheilen. Bei den ersteren verlängert sich die vom Licht abgewendete Seite beträchtlicher als die entgegengesetzte und wird convex, so dass die Spitze des Organs, mehr und mehr in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gelangt. Bei den negativ heliotropischen Pflanzentheilen wird im Gegentheil die direkt vom Licht getroffene Seite convex.

Dass die gewöhnlichen heliotropischen Erscheinungen (die heliotropischen Nutationen) als Wachsthumsphänomene aufgefasst werden müssen, unterliegt keinem Zweifel, denn es hat sich gezeigt, dass allein die noch nicht ausgewachsenen Regionen eines Pflanzentheiles in der hier in Rede stehenden Weise auf die Lichtwirkung reagiren[1]). Ueberdies ist nachgewiesen, dass kräftig heliotropisch gekrümmte Pflanzentheile ihre Krümmung, wenn sie in den plasmolytischen Zustand versetzt werden, keineswegs völlig verlieren.[2])

[1]) Vergl. Müller (Thurgau), Flora 1876. pag. 69. Uebrigens sei bemerkt, dass es auch einige ausgewachsene Pflanzentheile giebt (Blattgelenke von Leguminosen und Oxalideen), welche zu Bewegungen befähigt sind, die den mit Wachsthum verbundenen heliotropischen Bewegungen äusserlich gleichen. Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. pag. 308. Man hat also zwischen heliotropischen Nutationen und heliotropischen Variationsbewegungen zu unterscheiden. Die letzteren lassen wir hier ausser Acht.

[2]) Vergl. H. de Vries, landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 9. pag. 503.

Positiv heliotropisch verhalten sich namentlich die meisten Stengel- sowie Blattgebilde. Auch viele Wurzeln, z. B. diejenigen von *Zea Mays*, *Lemna*, *Cucurbita*, sowie die Fruchtträger von Pilzen[1]), *(Philobolus crystallinus* etc.) sind positiv heliotropisch. Als negativ heliotropische Pflanzentheile sind die folgenden zu nennen. Hypocotyles Stengelglied von *Viscum album*, ältere, fast ausgewachsene Internodien von *Hedera Helix* und *Tropaeolum majus* (?), basale Rankentheile von *Vitis vinifera* sowie *Ampelopsis quinquefolia*, Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen, Wurzeln von Cruciferen (z. B. *Brassica Napus*, *Sinapis alba)*. Auch die Wurzelhaare der *Marchantia* wenden sich bei einseitiger Beleuchtung vom Licht ab. Ein sehr ausgeprägt negativ heliotropisches Verhalten zeigen die Wurzeln von *Chlorophytum Gayanum*.

Die Fähigkeit der Pflanzentheile, heliotropische Krümmungen unter dem Einfluss des Lichtes zur Geltung zu bringen, ist quantitativ eine sehr verschiedene. Manche Organe erfahren sehr bedeutende, andere nur schwache heliotropische Krümmungen, und vielleicht sind die Stengel verschiedener *Verbascum*-Arten gar nicht heliotropisch.[2])

b) Historische Notizen. — Nachdem schon Bonnet, du Hamel, sowie einige andere Beobachter Angaben über das heliotropische Verhalten der Pflanzen gemacht hatten, untersuchte namentlich de Candolle[3]) die bezüglichen Phänomene specieller. Dieser Forscher berücksichtigte den negativen Heliotropismus sehr wenig, dagegen hat er versucht, das Zustandekommen der Krümmungen positiv heliotropischer Pflanzentheile zu erklären. Einseitig beleuchtete Pflanzen zersetzen auf der vom Licht abgewendeten Seite weniger Kohlensäure als auf der unmittelbar von den Lichtstrahlen getroffenen. Die Schattenseite der Organe „bindet weniger Kohlenstoff, und wird folglich auch weniger schnell fest". Die Krümmung soll durch das zumal in Folge des angedeuteten Verhältnisses zu Stande kommende bedeutendere Längenwachsthum der Zellen der Schattenseite und das geringere Längenwachsthum der Zellen der Lichtseite der Pflanzentheile verursacht werden. Dutrochet[4]) wandte dem Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile specielle Aufmerksamkeit zu, und Gardner[5]) beschäftigte sich unter anderem mit den Beziehungen zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den heliotropischen Phänomenen.

Von grosser principieller Bedeutung ist die Entdeckung Hofmeister's[6]) geworden, dass auch solche Organe, welche, wie z. B. die Stengel von *Nitella*, nur aus einer Zellenreihe bestehen, positiv heliotropischer

[1]) Vergl. Wiesner, Denkschriften d. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 43. Sonderabdruck. pag. 85.

[2]) Vergl. Wiesner, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. 1881, pag. 40.

[3]) Vergl. de Candolle, Physiologie végétale. Deutsch von Röper. 1835. Bd. 2. pag. 575.

[4]) Vergl. Dutrochet, Mémoires pour servir etc. 1837. Bd. 2. pag. 60.

[5]) Vergl. Gardner, Frorieps Notizen. 1844. Bd. 30. pag. 161.

[6]) Vergl. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. pag. 288.

Krümmungen fähig sind. Ebenso sind Hofmeister's Angaben über den Heliotropismus der Pilze und Moose von Wichtigkeit.

In neuerer Zeit sind die heliotropischen Erscheinungen namentlich von Sachs,[1]) Frank,[2]) de Vries,[3]) N. I. C. Müller,[4]) Wolkoff,[5]) Müller (Thurgau)[6]), Pfeffer,[7]) Darwin,[8]) Wiesner[9]) und G. Kraus[10]) studirt worden. Ich gehe hier nur auf einige Beobachtungsresultate dieser Forscher ein, da sich uns weiter unten Gelegenheit bieten wird, die werthvollsten Angaben derselben specieller zu berücksichtigen.

Auf Frank's Lehre vom Transversalheliotropismus komme ich im nächsten Abschnitt eingehender zurück; hier sei nur angedeutet, dass Frank's Lehre von H. de Vries mit Erfolg bekämpft worden ist, indem dieser Forscher namentlich auf jene die normale Stellung der Pflanzentheile im hohen Grade beeinflussenden, von Frank aber nicht berücksichtigten spontanen Nutationen der Organe hingewiesen hat.

Nach der Ansicht von Wolkoff ist der negative Heliotropismus nur eine specielle Form des positiven Heliotropismus, und zwar gelangte der genannte Beobachter zumal unter Berücksichtigung gewisser Eigenthümlichkeiten negativ heliotropischer Wurzeln zu einer derartigen Auffassung. Die Wurzeln sind an ihren wachsenden Enden häufig im hohen Grade durchscheinend, und die auf dieselben von einer Seite her einwirkenden Lichtstrahlen können derartig gebrochen werden, dass sie auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite des Organs eine intensivere Beleuchtung des Gewebes als auf der Lichtseite erzeugen. Die Zellen dieser letzteren sollen nun, eben weil sie weniger beleuchtet sind, gerade so wie die Zellen der Schattenseite positiv heliotropischer Pflanzentheile, lebhafter wachsen als diejenigen der von der Lichtquelle abgewendeten Seite und dadurch die negativ heliotropische Krümmung des Organes verursachen. Sachs (Lehrbuch, 1874, pag. 810) hat aber darauf aufmerksam gemacht, was mit Wolkoff's Auffassungsweise gar nicht in Einklang zu bringen ist, dass positiv heliotropische Wurzeln ganz ähnliche Lichtbrechungserscheinungen wie negativ heliotropische erkennen lassen.

---

[1]) Vergl. Sachs, Botanische Zeitung, 1864, pag. 353; Handbuch der Experimentalphysiologie; Lehrbuch d. Botanik; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

[2]) Vergl. Frank, Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870; Botan. Zeitung 1873.

[3]) Vergl. H. de Vries, Arb. d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 223; Flora, 1873.

[4]) Vergl. N. I. C. Müller, Botan. Untersuchungen. Bd. 1. pag. 57.

[5]) Vergl. Wolkoff, Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 810.

[6]) Vergl. Müller (Thurgau), Flora, 1876. pag. 65.

[7]) Vergl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877. pag. 207.

[8]) Vergl. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. 1881.

[9]) Vergl. Wiesner, Denkschriften d. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 39 u. 43; das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881.

[10]) Vergl. Kraus, Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. 15. Sonderabdruck, pag. 41.

Darwin betrachtet die heliotropischen Erscheinungen nur als specielle Form der den Pflanzen nach seiner Ansicht allgemein eigenthümlichen Circumnutationen. Nach Darwin können auch Pflanzentheile heliotropische Krümmungen erfahren, welche, allein einseitig vom Licht getroffen, keine Krümmungen zeigen, wenn dieselben in Verbindung mit direkt heliotropischen Geweben stehen. Die Wirkung des Lichtes auf diese letzteren pflanzt sich einem Reize gleich auf jene ersteren fort und bewirkt deren Krümmung selbst dann, wenn dieselben gar nicht beleuchtet sind. Wiesner hat die Unhaltbarkeit der Anschauungen Darwin's dargethan. Derselbe zeigte ferner (Bewegungsvermögen der Pflanzen, pag. 72.) dass auch heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile sich nur dann heliotropisch krümmen, wenn sie direkt beleuchtet werden. Bei dem Zustandekommen heliotropischer Krümmungen spielen demnach derartige Reizfortpflanzungen, wie wir sie bei der Besprechung der Bewegungsphänomene der Ranken kennen lernten, keine Rolle.

§ 40. Specielles über das Verhalten heliotropischer Pflanzentheile. — Durch die Untersuchungen über den Heliotropismus ist eine Reihe wichtiger Thatsachen festgestellt worden, welche an dieser Stelle zunächst zur Kenntniss gebracht werden müssen.

1. Es ist bereits im vorigen Paragraphen angedeutet worden, dass Müller (Thurgau) Untersuchungen über das heliotropische Verhalten der Pflanzen ausgeführt hat, und zwar sind die Resultate derselben um so werthvoller, als der genannte Forscher seine Beobachtungen unter Zuhülfenahme einer sehr brauchbaren Methode anstellte. Werden Stengel in verticaler Stellung einseitig beleuchtet, und macht sich eine positiv heliotropische Krümmung geltend, so wird dadurch die Spitze des Organs sogleich in eine Lage gebracht, in welcher nun auch die Gravitation ihren richtenden Einfluss auf dasselbe ausüben kann. Der Geotropismus wirkt in unserem Falle der heliotropischen Krümmung entgegen. Will man also das Zustandekommen geotropischer Krümmungen bei dem Studium des Heliotropismus ausschliessen, so muss man die Pflanzentheile, wie Müller (Thurgau) dies that, langsam um eine horizontale Achse rotiren lassen, den Apparat aber, um eine einseitige Lichtwirkung auf die Untersuchungsobjecte zu erzielen, so aufstellen, dass die Lichtstrahlen parallel der Rotationsachse einfallen. (vergl. § 31). Zunächst interessirt uns hier die Angabe Müller's, dass sich sämmtliche wachsende Regionen eines Stengels an dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen betheiligen. Am empfindlichsten gegen einseitige Beleuchtung sind im Allgemeinen die stärker wachsenden Theile der Stengel, während die Krümmungsfähigkeit nach oben und unten abnimmt. Auf der Licht- sowie Schattenseite eines Stengels von *Valeriana officinalis* wurden von 20 zu 20 Millim. Tuschemarken angebracht, und das Verhalten des Organes untersucht. Die Versuche dauerten 5 Stunden, und die Messungen lieferten nach dieser Zeit die folgenden Werthe:

Länge der Zonen der		Zuwachs der	
Vorderseite	Hinterseite	Vorderseite	Hinterseite
in Millim.		in Millim.	
20,5	20,7	0,5	0,7
20,7	21,1	0,7	1,1
21,0	21,7	1,0	1,7
21,0	21,9	1,0	1,9
20,9	21,6	0,9	1,6
20,6	21,1	0,6	1,1
20,4	20,7	0,4	0,7
20,1	20,3	0,1	0,3
20,0	20,1	—	0,1
20,0	20,0	—	—

2. Werden gleichartige Pflanzentheile entweder allseitig oder einseitig beleuchtet, so wächst die concav werdende Seite der sich im letzteren Falle heliotropisch krümmenden Organe, wie Müller (Thurgau) fand, auf jeden Fall langsamer als die entsprechende Seite der allseitig beleuchteten Organe. Das Wachsthum der convex werdenden Seite wird bei einseitiger Beleuchtung sehr wahrscheinlich beschleunigt.

3. Weitere Versuche Müller's (Thurgau) ergaben, dass, wenn auf die Vorderfläche eines Stengels Licht einwirkt, die Wirkung um so geringer wird, je kleiner der Winkel ist, den die Lichtstrahlen mit der Längsachse des Stengels bilden. Lichtstrahlen, die auf einen Pflanzentheil parallel der Längsachse desselben einwirken, rufen keine heliotropische Krümmung hervor. Diese letztere macht sich am lebhaftesten geltend, wenn die Lichtstrahlen den Pflanzentheil rechtwinklig zu seiner Längsachse treffen. Es ist hier also eine vollkommene Analogie zwischen dem Verhalten der Pflanzentheile der Gravitation einerseits und dem Licht andererseits gegenüber zu erkennen.

4. Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass ein bestimmter Grad heliotropischer Krümmung im Allgemeinen um so leichter erreicht wird, je intensiver das Licht, dem die Pflanzentheile sich ausgesetzt befinden. Wiesner giebt jedoch an, dass Licht von hoher Intensität verlangsamend auf das Zustandekommen heliotropischer Krümmungen einwirkt.

5. Die Untersuchungen von Sachs haben schon zu dem wichtigen Resultate geführt, dass die minder brechbaren Strahlen des Sonnenlichtes vor allen Dingen das Zustandekommen der rein chemischen Prozesse im vegetabilischen Organismus (Chlorophyllbildung, Assimilation etc.) vermitteln, während dagegen die Strahlen von hoher Brechbarkeit in erster Linie Bedeutung für die Wachsthumsvorgänge, die Bewegungsprozesse des Protoplasma etc. besitzen. Diese Thatsachen lassen sich leicht constatiren, wenn man das Verhalten der Pflanzen einerseits unter dem Einfluss des Lichtes, welches durch eine Lösung des doppelt chromsauren Kalis hindurchgegangen ist, andererseits in einem Licht untersucht, dass eine Lösung von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak passirt hat. Berücksichtigt man, dass die heliotropischen Erscheinungen als Wachsthumsphänomene aufzufassen sind, so ist von vornherein die grössere Bedeutung der brech-

bareren Strahlen für ihr Zustandekommen klar, und die speciellen Untersuchungen, die zur Erforschung des in Rede stehenden Verhältnisses ausgeführt worden sind, haben in der That ein Resultat ergeben, welches mit der geltend gemachten Anschauung in Einklang steht.

Ich gehe hier nicht auf ältere Beobachtungen ein, sondern möchte vor allen Dingen auf die Resultate hinweisen, zu denen Wiesner bei seinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes von verschiedener Brechbarkeit auf das Zustandekommen heliotropischer Erscheinungen im Pflanzenreich gelangte. Danach kommt allen Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett mit Ausnahme von Gelb heliotropische Kraft zu. Die grösste heliotropische Kraft ist stets den Strahlen an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett eigenthümlich. Heliotropisch stark krümmungsfähige Organe (z. B. etiolirte Keimstengel von *Vicia)* krümmen sich im objektiven Spectrum am stärksten an der Grenze zwischen Ultraviolett und Violett; von hier sinkt die heliotropische Kraft der Strahlen allmählich bis Grün, im Gelb ist dieselbe gleich Null, beginnt im Orange und steigt continuirlich, um im Ultraroth ein zweites (kleineres) Maximum zu erreichen. Wird eine Lösung von doppelt chromsaurem Kali hergestellt, welche gar keine chemischen Strahlen passiren lässt, so zeigt sich, dass auch ein von allen chemischen Strahlen befreites Licht im Stande ist, heliotropische Krümmungen auszulösen. Es ist noch zu bemerken, dass negativ heliotropische Pflanzentheile sich den Strahlen verschiedener Brechbarkeit gegenüber im Allgemeinen ähnlich wie positiv heliotropische Organe verhalten, und dass heliotropisch weniger empfindliche Pflanzentheile unter dem Einfluss des Lichtes von verschiedener Wellenlänge ein etwas anderes Verhalten zeigen, wie dies im Vorstehenden für heliotropisch sehr empfindliche Organe angegeben worden ist.

6. Sehr merkwürdig ist die von Müller (Thurgau) und Wiesner specieller constatirte Thatsache, dass heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile, wenn dieselben zunächst einseitig beleuchtet worden sind, und dann, nachdem höchstens eine schwache heliotropische Krümmung erfolgt ist, ins Finstere gebracht werden, ihre Krümmung beträchtlich steigern. Wir haben es hier mit einem Nachwirkungsphänomen zu thun, welches der von Sachs bei den geotropischen Krümmungen nachgewiesenen Nachwirkung in hohem Grade ähnlich ist.

7. Ich habe feststellen können, dass Pflanzentheile, die sich in einer sauerstofffreien Atmosphäre dem Einfluss des Lichts ausgesetzt befinden, keine heliotropischen Krümmungen erfahren. Dies Resultat ist nicht durchaus selbstverständlich, denn schwache Krümmungen können Pflanzentheile auch ohne das Stattfinden von Wachsthumsprozessen (die ja im sauerstofffreien Raum ausgeschlossen sind), allein in Folge von Veränderungen der Turgorverhältnisse erfahren. (Vergl. die Bemerkungen über gewisse Beobachtungen von H. de Vries im 20. Paragraphen).

§ 41. Die Ursachen der heliotropischen Krümmungen. —

Bei dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen wird unter dem Einfluss des Lichtes eine nicht unerhebliche Arbeitskraft ausgelöst. Dieselbe findet theils zur Leistung innerer Arbeit Verwendung, theils dient sie dazu, äussere Arbeit zu leisten, was sofort klar ist, wenn man bedenkt, dass ein sich heliotropisch krümmender Pflanzentheil andere Pflanzentheile, die mit dem ersteren in organischer Verbindung stehen, in Bewegung zu versetzen im Stande ist.[1])

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst den ja thatsächlich stattfindenden heliotropischen Krümmungen einzelliger oder aus einer Zellenreihe bestehender Organe zu, so leuchtet von vornherein ein, dass bei diesen eine durch das Licht inducirte Differenz der Turgorkraft auf der direkt beleuchteten und nicht unmittelbar von den Lichtstrahlen getroffenen Seite der Zellen, nicht die Ursache der Krümmungen sein kann, denn eine Veränderung der Turgorkraft würde in diesem Falle einen allseitig gleichartigen Einfluss auf das Wachsthum der Zellen ausüben müssen. Die heliotropische Krümmung einzelliger oder aus einer Zellenreihe bestehender Pflanzentheile kann daher nur durch eine unter der Einwirkung der Beleuchtung zu Stande kommende einseitige Veränderung der Beschaffenheit der gespannten Zellschichten hervorgerufen werden. Dass die Cellulosemembran unmittelbar eine solche Veränderung erleidet, ist sehr unwahrscheinlich; es liegt viel näher anzunehmen, dass das Licht zunächst modificirend auf die vom Turgor gespannten Plasmaschichten einwirkt. Man hat sich vorzustellen, je nachdem man es mit einer positiv oder negativ heliotropischen Zelle zu thun hat, dass entweder die Schatten- oder die Lichtseite der gedehnten Plasmaschichten unter dem Einfluss der einseitigen Beleuchtung eine Verminderung resp. Steigerung ihrer Widerstandsfähigkeit erfährt. Die Widerstände, welche sich dem Ausdehnungsbestreben des Zellinhaltes entgegenstellen, sind in Folge dessen nicht mehr, wie bei allseitig gleichartiger Beleuchtung der Zelle, dieselben, sondern auf der einen Seite grösser als auf der andern. Es findet nun thatsächlich eine stärkere Dehnung bestimmter Plasmaschichten, sowie der diese Schichten unmittelbar berührenden Regionen der Cellulosemembran durch den Turgor statt, und damit ist sofort die Ursache für das Zustandekommen eines lebhafteren Wachsthums dieser Zellhautpartieen, sowie einer heliotropischen Krümmung des ganzen Organs gegeben.

Wenn wir nunmehr die heliotropischen Krümmungen aus verschiedenen Gewebemassen zusammengesetzter Pflanzentheile ins Auge fassen, so ist zunächst mit Bezug auf das Verhalten der positiv heliotropischen Organe zu bemerken, dass bei diesen das Wachsthum der Zellen der Schattenseite bei

---

[1]) Viel deutlicher als bei den heliotropischen Krümmungen tritt die Thatsache, dass das Zustandekommen der Wachsthumskrümmungen mit der Leistung äusserer Arbeit verbunden ist, bei den geotropischen Phänomenen hervor. Wenn sich z. B. die Knotengelenke horizontal gelegter Grashalme krümmen, so werden die nicht mehr wachsthumsfähigen Theile der Internodien, die ein bedeutendes Gewicht besitzen, emporgehoben.

einseitiger Beleuchtung vielleicht in Folge einer gesteigerten osmotischen Leistungsfähigkeit um etwas beschleunigt werden kann. Lichtmangel steigert, wie wir bereits in diesem Kapitel gesehen haben, die osmotische Leistungsfähigkeit der Zellen; aber dass der damit verbundenen Erhöhung der Turgorkraft höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung bei dem Zustandekommen positiv heliotropischer Krümmungen zuzuschreiben ist, geht aus den folgenden Beobachtungen klar hervor.

Wenn das beschleunigte Wachsthum der convex werdenden Seite heliotropischer Organe wesentlich Folge einer unmittelbar durch das Licht bedingten Erhöhung der Turgorkraft der betreffenden Zellen wäre, so müsste bei negativ heliotropischen Pflanzentheilen die Turgorkraft derjenigen Zellen, welche dem Licht unmittelbar ausgesetzt sind, eine Steigerung erfahren. Dies ist aber gewiss nicht der Fall, denn wir wissen heute bestimmt, dass das gesammte Längenwachsthum negativ sowie positiv heliotropischer Organe im Dunkeln energischer als unter dem Einfluss des Lichtes zur Geltung kommt, und es kann ferner mit Gewissheit behauptet werden, dass die Turgorkraft der Zellen negativ sowie positiv heliotropischer Pflanzentheile durch Lichtabschluss erhöht, durch Lichtzutritt aber herabgedrückt wird. Ferner muss hier auf eine Thatsache hingewiesen werden, die, wie ich meine, sehr beachtenswerth ist, aber noch keine gehörige Würdigung seitens der Pflanzenphysiologen erfahren hat.

Es ist bekannt, dass die brechbareren Strahlen des Sonnenlichtes in erster Linie retardirend auf das Wachsthum einwirken, also auch unzweifelhaft besonders geeignet sind, die Grösse der Turgorkraft der Zellen herabzusetzen. Diese brechbareren Strahlen besitzen nun aber für das Zustandekommen der positiv, sowie negativ heliotropischen Krümmungen die grösste Bedeutung.

Nach alledem spielt bei dem Zustandekommen heliotropischer Krümmungen bei den aus verschiedenen Geweben bestehenden heliotropisch krümmungsfähigen Pflanzentheilen die Veränderung der Grösse der Turgorkraft der Zellen auf keinen Fall eine irgendwie erhebliche Rolle. Ich meine vielmehr schon jetzt behaupten zu können, dass die heliotropischen Krümmungen wesentlich Folge einer durch die einseitige Beleuchtung modificirten Widerstandsfähigkeit der vom Turgor der Zellen gedehnten Plasmaschichten sind, und ich hoffe dieser Anschauung alsbald durch experimentelle Untersuchungen eine tiefere Begründung zu verleihen.

Lassen wir weitergehende theoretische Auseinandersetzungen bei Seite, so ist nur noch zu bemerken, dass bei dem Zustandekommen positiv heliotropischer Krümmungen die den einfallenden Lichtstrahlen zugewendeten Regionen des Plasma der Zellen eine derartige Veränderung ihrer Widerstandsfähigkeit erfahren müssen, dass sie jetzt durch den Turgor nicht so erheblich wie die vom Licht abgewandten Regionen der Plasmaschichten der Zellen gedehnt werden können. Ob aber das Licht die Widerstandsfähigkeit der gedehnten Zellschichten modificirend beeinflusst,

indem dasselbe die Dehnbarkeit, die Elasticitätszustände oder die Verhältnisse des Filtrationswiderstandes verändert, wissen wir nicht.

Bei constant bleibender Grösse der Turgorkraft werden diejenigen Zellen, deren Schichten bei dem Zustandekommen heliotropischer Krümmungen stärker als vorher gedehnt werden können, eine lebhaftere Turgorausdehnung und somit auch ein gesteigertes Wachsthum erfahren. Wenn die osmotische Saugkraft der in Rede stehenden Zellen vor Beginn der heliotropischen Bewegung noch nicht ihr Maximum erreicht hatte, so kann nun auch eine Wanderung von Wasser aus dem concav werdenden Theil des sich heliotropisch krümmenden Pflanzentheils in den convex werdenden stattfinden, und in der That hat Kraus eine solche Wasserbewegung für heliotropische Organe ebenso wie für geotropische constatirt. Durch eine derartige Wasserwanderung braucht aber die Grösse der Turgorkraft der Zellen (d. h. die Grösse des Druckes, den der Zellinhalt auf die gespannte Zellschicht ausübt) gar nicht nothwendig erhöht zu werden; es kann vielmehr nur die Turgorausdehnung der Zellen auf der convex werdenden Seite des sich krümmenden Pflanzentheiles eine Steigerung erleiden.[1]) Die Vorgänge, wie sich dieselben bei einseitiger Beleuchtung in negativ heliotropischen Pflanzentheilen geltend machen, sind nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich.[2])

Fragen wir endlich danach, in welcher Weise die Beeinflussung der Widerstandsfähigkeit des Protoplasma durch das Licht zu Stande kommt, so sind wir allerdings auf hypothetische Annahmen angewiesen, die nur einen mehr oder minder hohen Grad der Wahrscheinlichkeit für sich haben. Ich stelle mir vor, dass die lebendigen Eiweissmoleküle des Plasma, die physiologischen Elemente eine polare Beschaffenheit besitzen, und dass das Licht eine richtende Einwirkung auf dieselben auszuüben vermag. Bei Abschluss des Lichtes ist von einer bestimmten Richtung der physiologischen Elemente der vom Turgor gespannten Plasmaschichten keine Rede. Wird eine Pflanze von oben her allseitig gleichartig beleuchtet, so sind die sämmtlichen Elemente mit den gleichnamigen Polen nach aufwärts gerichtet, und die Achsen der Elemente stehen den einfallenden Lichtstrahlen parallel.

Ich nehme weiter an, dass die physiologischen Elemente immer, also auch bei einseitiger Beleuchtung der Pflanzentheile, das Bestreben haben, ihre Achsen parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen, aber ich unterscheide zwischen positiv und negativ heliotropischen physio-

[1]) Vergl. auch Vines, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 145.

[2]) Die Resultate der Untersuchungen von de Vries über das Verhalten heliotropisch gekrümmter Pflanzentheile bei der Plasmolyse (landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 9, pag. 503) stehen mit den geltend gemachten Anschauungen nicht im Widerspruch, denn dieselben geben einen bestimmten Aufschluss nur über die Betheiligung der Turgorausdehnung, resp. dieser und des Wachsthums an dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen. Ueber die Grösse der Turgorkraft der Zellen der gekrümmten Pflanzentheile lassen die Ergebnisse von de Vries dagegen direkt nichts erkennen.

logischen Elementen. Die ersteren bilden das Plasma der Zellen solcher Pflanzen, welche sich den einfallenden Lichtstrahlen zuwenden, während die letzteren die Bestandtheile des Plasma der sich negativ heliotropisch verhaltenden Pflanzentheile ausmachen. Wird ein positiv heliotropisches Organ einseitig beleuchtet, so wenden die sämmtlichen physiologischen Elemente ihren negativen Pol den einfallenden Lichtstrahlen zu, den positiven Pol aber von diesen ab. Entgegengesetzt verhalten sich hingegen die negativ heliotropischen physiologischen Elemente. Diese durch das Licht bedingte Lageveränderung der polaren physiologischen Elemente der Plasmaschicht heliotropischer Zellen oder Organe ruft eine Veränderung der Widerstandsfähigkeit der unter dem Einfluss der Turgorkraft gedehnten Plasmaschichten und damit das Zustandekommen heliotropischer Krümmungen hervor.

Ich habe im Vorstehenden zur Erklärung des Lichteinflusses auf die Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten also das Hauptgewicht auf die richtende Wirkung, welche die Lichtstrahlen den heliotropischen Elementen gegenüber geltend machen, gelegt, und ich stimme Sachs[1]) auch völlig bei, wenn er betont, dass seiner Ansicht nach die heliotropischen, die positiven sowie negativen Krümmungen auch dann eintreten würden, wenn die reizbaren Organe vollständig durchsichtig wären.

Die hier über das Zustandekommen des Heliotropismus geäusserten Anschauungen bedürfen natürlich der experimentellen Prüfung, aber dieselben verdienen vielleicht einige Beachtung, da sie eine einheitliche Beurtheilung der mannigfaltigsten Phänomene zulassen, und weil die heliotropischen Bewegungen im Lichte der angedeuteten Hypothese als Specialfälle weit allgemeinerer Bewegungserscheinungen gedeutet werden können.

In der That übt ja das Licht nicht allein einen richtenden Einfluss auf heliotropisch krümmungsfähige, sondern ebenso auf viele andere Zellen aus. Ich habe hier natürlich in erster Linie die Schwärmsporen im Auge, für deren Bewegungsrichtung, wie wir im ersten Theil dieses Buches sahen, das Licht eine so grosse Bedeutung besitzt. Die Lichtstrahlen, und zwar vor allen Dingen fast genau dieselben, welche auch bei dem Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen in erster Linie betheiligt sind[2]), wirken, wie anzunehmen ist, in dieser oder jener Weise richtend auf die polaren physiologischen Elemente des Plasma der Schwärmer ein. Das Licht verursacht die Bewegung der Schwärmsporen zwar nicht, denn dieselben vermögen sich auch im Finstern zu bewegen, aber die leuchtenden Strahlen bestimmen die Bewegungsrichtung der Schwärmer.

---

[1]) Vergl. Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 487.

[2]) Vergl. auch Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. 1878. pag. 71.

Im Anschluss an die vorstehenden Darstellungen sei noch bemerkt, dass meiner Ansicht nach das Zustandekommen geotropischer Krümmungen in ganz analoger Weise wie dasjenige der heliotropischen Bewegungen erklärt werden kann. Ich nehme an, dass man zwischen positiv sowie negativ geotropischen physiologischen Elementen des Protoplasma zu unterscheiden habe, deren Pole bei Verticalstellung der Pflanzentheile der Spitze, resp. der Basis derselben zugewendet sind, und durch deren unter dem Einfluss der Schwerkraft erzielte Lageveränderung die Widerstandsfähigkeit der in Folge des Turgors gespannten Zellschichten Modificationen erfährt. Mit dieser Anschauung kann auch wohl die bereits früher erwähnte Erfahrung in Einklang gebracht werden, dass die geotropische Krümmung eines Pflanzentheiles um so stärker ausfällt, je mehr sich der Winkel, unter welchem die Gravitation auf das Organ einwirkt, einem rechten nähert (vergl. auch Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. 2. pag, 240). Ebenso verdient hier mit Bezug auf die geltend gemachten Ansichten über das Zustandekommen der Schwerkraftkrümmungen die von Elfving[1]) und Schwarz[2]) constatirte Thatsache Erwähnung, dass Schwerkraft, resp. Centrifugalkraft keinen merklichen Einfluss auf die Wachsthumsgeschwindigkeit normal gerichteter Pflanzentheile ausüben, wenn sie parallel der Achse derselben wirken. Hingegen fand Elfving die Wachsthumsgeschwindigkeit der Fruchtträger von *Phycomyces nitens* um etwas verringert, wenn die Pflanzen in umgekehrter Stellung, d. h. mit der Spitze erdwärts gewendet, zum Versuch benutzt wurden.

§ 42. **Die durch Licht- sowie Temperaturschwankungen bedingten Bewegungen wachsender Laubblätter und Blüthentheile.**[3]) Viele Laubblätter und Blüthenblätter lassen Bewegungserscheinungen erkennen, welche weder mit den spontanen Nutationsbewegungen, noch mit den heliotropischen Bewegungen auf eine Stufe gestellt werden können. Die Stellungsveränderungen der Laubblätter und Blüthenblätter sind abhängig von dem täglich erfolgenden Wechsel äusserer Bedingungen, sie werden durch den stets wiederkehrenden Wechsel der Beleuchtungs- sowie Temperaturverhältnisse bedingt, und man redet daher von täglichen periodischen Bewegungen, Schlafbewegungen oder mit Darwin von nyctitropischen Bewegungen der erwähnten Pflanzentheile.

Es ist von vornherein zu betonen, dass sowohl wachsende als auch ausgewachsene Organe zu den in Rede stehenden Bewegungen befähigt sind. Die Grundursachen der Bewegungen sind auch sicher in beiden

[1]) Vergl. Elfving, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen. Helsingfors, 1880.

[2]) Vergl. Schwarz, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Bd. 1. pag. 53.

[3]) Literatur: Pfeffer, physiologische Untersuchungen, 1873, pag. 161; die periodischen Bewegungen der Blattorgane, 1875; Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 254; Batalin, Flora, 1873, No. 28 u. 29; Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., pag. 841; Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881.

Fällen der Hauptsache nach dieselben, aber trotzdem scheint es für unsere Zwecke geboten, an dieser Stelle allein die Bewegungsphänomene noch wachsender Organe ins Auge zu fassen und erst weiter unten diejenigen der ausgewachsenen Pflanzentheile zu behandeln. Ferner ist zu beachten, dass die täglichen periodischen Bewegungen der Laubblätter sowie Blüthentheile sowohl durch den Wechsel der Beleuchtungs- als auch durch denjenigen der Temperaturverhältnisse hervorgerufen werden können, ja dass zumeist sogar ein bestimmtes Organ für beiderlei Einflüsse gleichzeitig, allerdings in verschieden hohem Grade empfindlich ist. Dieser Umstand lässt es auch wohl berechtigt erscheinen, dass wir den Einfluss der Temperatur auf die Bewegung der Laub- sowie Blüthenblätter erst hier besprechen. Was die Bewegungsphänomene selbst anbelangt, so ist namentlich auf die folgenden Verhältnisse hinzuweisen.

1. Die periodischen Bewegungen der noch wachsthumsfähigen Pflanzentheile kommen in allen Fällen dadurch zu Stande, dass in Folge des Einflusses veränderter Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse die eine der antagonistischen Seiten der dorsiventralen Organe schneller als die andere wächst.

2. Es ist wahrscheinlich, dass die meisten Laubblätter für meteorische Einflüsse reizbar sind; allerdings ist aber der Grad der Reizbarkeit ein äusserst verschiedener. Sicher nachgewiesen ist die Empfindlichkeit der Laubblätter von *Impatiens nolitangere,* Chenopodieen, Solaneen, *Silene-* und *Alsine*-Arten, *Malva rotundifolia, Linum grandiflorum* sowie verschiedener Compositen.

3. Die Bewegungen der Laubblätter kommen unter dem Einfluss wechselnder äusserer Verhältnisse durch ein lebhafteres Wachsthum der Ober- resp. Unterseite des Blattstieles oder des unteren Theiles der Spreite zu Stande; sie werden also nicht durch besonders geformte Organe der Blätter (Blattpolster) vermittelt.

4. Bei einigen Pflanzen erheben sich die Laubblätter in der Nacht, bei andern senken sie sich zu dieser Zeit. Ersteres ist der Fall bei den Blättern von *Chenopodium, Brassica, Stellaria, Linum,* letzteres bei denjenigen von *Impatiens, Polygonum, Convolvulus.*

5. Die Bewegung der Laubblätter wird in erster Linie durch Schwankungen der Beleuchtungsverhältnisse hervorgebracht; auf Temperaturschwankungen reagiren die in Rede stehenden Organe, soweit bekannt, dagegen nur in geringem Grade.

6. Es giebt eine grosse Anzahl von Blüthen und Blüthenständen, welche durch den Weehsel äusserer Einflüsse zu Bewegungen veranlasst werden und sich im Laufe eines Tages einmal öffnen und einmal schliessen. Die Bewegungen kommen durch Krümmungen der Blumenblätter nach aussen oder innen zu Stande. Das Schliessen sowie Oeffnen der Blüthenstände von Compositen wird durch Bewegungen der Einzelblüthen vermittelt.

7. Genauer studirt sind die Bewegungsphänomene der Blüthen von

Crocus, Tulipa, Colchicum, Ornithogalum, Anemone, Ranunculus, Nymphaea, Taraxacum, Leontodon, Calendula, Bellis etc.

8. Die Bewegungen der Blüthen werden nicht durch besondere Organe vermittelt, sondern sie kommen dadurch zu Stande, dass eine bestimmte Region der Blumenblätter, welche gewöhnlich in der basalen Hälfte derselben liegt, in Folge der Wirkung meteorischer Einflüsse bald auf der Ober- bald auf der Unterseite stärker wächst.

9. Die meisten Blüthen öffnen sich am Morgen oder doch im Laufe des Tages mit steigender Temperatur und Lichtintensität; einige Blüthen öffnen sich aber am Abend (*Nymphaea Lotus, Oenothera biennis*).

10. Die Blüthen, welche Oeffnungs- sowie Schliessungsbewegungen ausführen können, sind sowohl für Schwankungen der Lichtintensität als auch für Temperaturänderungen empfindlich. Manche Blüthen (*Crocus, Tulipa*) reagiren aber in erster Linie auf Schwankungen der Temperatur; andere (*Oxalis, Nymphaea alba, Calendula officinalis, Taraxacum, Leontodon hastilis*) sind besonders empfindlich veränderten Beleuchtungsverhältnissen gegenüber.

11. Die Empfindlichkeit der Crocusblüthen veränderter Temperatur gegenüber ist so gross, dass dieselben sich bei Temperaturschwankungen von 5° C. schon in 8 Minuten völlig öffnen oder schliessen. Man kann übrigens nachweisen, dass die Crocusblüthen schon für Temperaturschwankungen von 0,5° C. empfindlich sind.

12. Die Bewegungen der Laub- sowie Blumenblätter unter dem Einfluss wechselnder äusserer Verhältnisse treten nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen hervor. Unterhalb einer bestimmten Temperatur (dem Temperaturminimum) gehen die Organe in den Zustand der Kältestarre über; oberhalb eines bestimmmten Temperaturgrades (dem Temperaturmaximum) gerathen sie in den Zustand der Wärmestarre. Ferner ist zu bemerken, dass ein gewisses Maass der Turgescenz der Zellen der reizbaren Organe für das Zustandekommen der Bewegungen als unerlässlich erscheint.

Was die Mechanik der durch einen Wechsel der Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufenen Bewegungen der Laubblätter und Blüthentheile anbelangt, so will ich, ohne auf Details Rücksicht zu nehmen, allein die principiell bedeutungsvollen Gesichtspunkte hervorheben.

Da die neueren Untersuchungen mit Sicherheit dargethan haben, dass die in Rede stehenden Bewegungen der Blattgebilde wesentlich Folge eines unter dem Einflusse äusserer Umstände veränderten Wachsthums derselben sind, so liegt die Vermuthung nahe, wonach Schwankungen der Beleuchtungs- sowie Temperaturverhältnisse eine absolute Beschleunigung des Wachsthums der einen der antagonistischen Seiten der Organe und eine absolute Verlangsamung des Wachsthums der anderen herbeiführen. Diese Anschauung muss aber unter Berücksichtigung der Ergebnisse, zu denen

Pfeffer bei seinen ausführlichen Untersuchungen gelangte, als eine unrichtige bezeichnet werden. Die veränderten äusseren Umstände beeinflussen nämlich das Wachsthum der beiden antagonistischen Seiten der reizbaren Laub- sowie Blüthenblätter gleichsinnig, aber ungleich schnell. Wird z. B. der Wachsthumsmodus einer Blüthe, welche in Folge von Verdunkelung eine Schliessungsbewegung ausführt, untersucht, so ergiebt sich folgendes. Die Verfinsterung ruft zunächst ein beschleunigtes Wachsthum der Aussenseite (Unterseite) der Blumenblätter hervor, während die Innenseite (Oberseite) derselben zunächst nicht, oder nur sehr unbedeutend wächst (Schliessungsbewegung). Verharrt die Blüthe jetzt fernerhin im Dunkeln, so macht sich allmählich ein lebhafteres Wachsthum der Innenseite der Blumenblätter geltend, während die Aussenseite derselben sich nicht oder nicht erheblich verlängert.

Die durch die Verfinsterung der Blüthe herbeigeführte Receptionsbewegung hat erst mit dieser der Schliessungsbewegung folgenden Oeffnungsbewegung ihr Ende erreicht, und die Untersuchung ergiebt nun, dass die wachsthumsfähige Zone der Blumenblätter nach Rückkehr derselben in ihre Ausgangslage sich erheblicher verlängert hat, als es ohne Bewegung der Fall gewesen sein würde. Verdunkelung beschleunigt also das Wachsthum der beiden antagonistischen Seiten der bewegungsfähigen Organe, aber diese Wachsthumsbeschleunigung macht sich zunächst auf der einen, erst später auf der anderen Seite geltend. Ueber den Einfluss des Lichtes sowie der Temperaturverhältnisse auf das Wachsthum der Laub- und Blüthenblätter will ich mich hier nicht specieller aussprechen, sondern verweise den Leser auf Pfeffer's Mittheilungen selbst. Es sei nur noch bemerkt, dass den gesammten hier erwähnten Veränderungen der Wachsthumsgeschwindigkeit der bewegungsfähigen Pflanzentheile unzweifelhaft entsprechende Veränderungen der Turgorausdehnung der Zellen vorausgehen.

Werden Pflanzen, deren im Wachsthum begriffene Blattorgane zu periodischen Bewegungen befähigt sind, nachdem dieselben zunächst gewöhnlichen Vegetationsbedingungen ausgesetzt waren, in constante Finsterniss gebracht oder ununterbrochen beleuchtet, so verschwindet die tägliche Bewegung keineswegs sofort, sondern bleibt oft noch mehrere Tage lang unter allmählicher Verminderung der Amplitude bestehen. Wir haben es hier also mit einer Nachwirkungserscheinung zu thun, die aber nach längerer oder kürzerer Zeit, indem die Blattorgane bewegungslos werden, völlig verschwindet. Werden diese durch Verweilen im Dunkeln oder bei continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanzen einer einmaligen Beleuchtung, resp. Verfinsterung ausgesetzt, so führen dieselben neue Receptionsbewegungen sowie Nachwirkungsbewegungen aus.

Die Oeffnungs- sowie Schliessungsbewegungen, welche die Laubblätter und Blüthentheile der unter gewöhnlichen Umständen vegetirenden Pflanzen ausführen, kommen nach dem Gesagten durch Zusammengreifen der Nach-

wirkungsbewegungen und neuer, durch den Wechsel der Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse erzielter Receptionsbewegungen zu Stande.

§ 43. Einige weitere Wirkungen des Lichts auf das Pflanzenwachsthum. — Das Flächenwachsthum sowie die Theilungsvorgänge der Zellen vieler Pflanzen können bei völligem Lichtabschluss zur Geltung kommen, und mit Bezug auf diese Verhältnisse ist namentlich auf jene Erfahrungen hinzuweisen, welche man bei dem Studium des Etiolements zu sammeln Gelegenheit hat. Ebenso können die Zellen des Cambiums unserer Bäume, welche durch das Vorhandensein des Hautgewebes vor den Lichtstrahlen geschützt sind, in völliger Dunkelheit wachsen und sich theilen. Es versteht sich dabei übrigens von selbst, dass die Wachsthumsphänomene allein unter der Voraussetzung, dass es den Zellen nicht an hinreichenden Quantitäten plastischer, für den Zweck des Wachsthums verwerthbarer Stoffe mangelt, im Dunkeln zu Stande kommen können.

Für eine Reihe von Pflanzentheilen hat man nun aber, wie zu erwähnen ist, den Nachweis geliefert, dass dieselben bei Lichtabschluss nur sehr unvollkommen oder gar nicht zu wachsen vermögen. Ich mache hier noch einmal auf das eigenthümliche Verhalten der sich im Dunkeln ausbildenden Blätter dicotyler Gewächse aufmerksam, die unter solchen Umständen alsbald zu wachsen aufhören, aber, wenn sie durch kurz dauernde Beleuchtung in den Zustand des Phototonus versetzt worden sind, fernerhin selbst im Finstern beträchtlich weiter wachsen. Stebler's[1]) Angabe, dass die Samen mancher Gräser, namentlich diejenigen der *Poa*-Arten, bei Lichtzutritt weit besser als im Dunkeln zu keimen vermögen, bedarf weiterer Prüfung. Nach Leitgeb[2]) keimen die Sporen der Lebermoose und nach Borodin[3]) diejenigen der Farne nur hei Lichtzutritt, nicht im Dunkeln. Ebenso hat man ermittelt, dass das hypocotyle Glied von *Viscum album* nur bei Lichtzutritt zu wachsen vermag.[4]) Die vorstehenden Angaben lassen demnach erkennen, dass der Wachsthumsprozess im Allgemeinen unter sonst geeigneten Bedingungen im Finstern erfolgen kann; nur in bestimmten Fällen ist das Licht für das Zustandekommen des Wachsthums erforderlich. Es ist übrigens möglich, dass den Lichtstrahlen auch hier nur eine indirekte Bedeutung für das Wachsthum zukommt, indem erst unter ihrer Vermittelung die für das Wachsthum der Zellen verwerthbaren Substanzen gebildet werden.

Welche Ursachen der Erscheinung zu Grunde liegen, dass die Lichtstrahlen hemmend auf die Wurzelbildung vieler Gewächse einwirken,[5])

---

[1]) Vergl. Stebler, Botan. Zeitung. 1881. pag. 469.

[2]) Vergl. Leitgeb, Sitzungsber. d. Akadem. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 74. 1. Abthl. pag. 425.

[3]) Vergl. Borodin, Mélanges biologiques. Petersbourg, 1867. Bd 6.

[4]) Vergl. Wiesner, Sonderabdruck aus d. 43. Bd. d. Denkschriften der Akadem. d. Wissensch. zu Wien. pag. 17.

[5]) Vergl. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. 1878. pag. 146

ist nicht bekannt. Ferner ist es auch beachtenswerth, dass sich die Zellen verschiedener Algen (*Spirogyra*, *Ulothrix* etc.) vorwiegend zur Zeit der Nacht theilen.[1])

[1]) Am Schluss der Darstellungen über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf das Pflanzenwachsthum sei noch bemerkt, dass über eine Einwirkung der Elektricität sowie des Magnetismus auf dasselbe wenig bekannt ist. Elfving (Botan. Zeitung, 1882) hat durch elektrische Einflüsse Nutationserscheinungen an Pflanzentheilen hervorgerufen, und dies Ergebniss fordert auch dazu auf, den Einfluss des Magnetismus auf das Pflanzenwachsthum, über den ich schon vor einiger Zeit Versuche anstellte, ohne dabei aber zu bestimmten Resultaten zu gelangen, weiter zu studiren. Ueber den Einfluss chemischer Reize auf das Wachsthum vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 249.

Vierter Abschnitt.
Die natürliche Richtung der Pflanzentheile.

Erstes Kapitel.
Die Anisotropie und die Festigung der Pflanzentheile.

§ 44. Die Anisotropie der Pflanzentheile. — Der Eindruck, den eine Pflanzenform auf den Beschauer macht, wird, abgesehen von den Dimensionsverhältnissen des Gewäches sowie von anderweitigen Momenten, wesentlich durch die von den einzelnen Gliedern der Pflanzen eingeschlagene Wachsthumsrichtung bestimmt. Diese letztere ist aber ihrerseits zum Theil abhängig von inneren, zum Theil von äusseren Wachsthumsbedingungen, was schon sofort einleuchtet, wenn man bedenkt, dass verschiedene Glieder eines und desselben Organismus sich selbst dem Einfluss gleicher äusserer Kräfte gegenüber aus inneren Ursachen keineswegs gleichartig verhalten. Diese verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber bezeichnet Sachs[1]) treffend als Anisotropie der Pflanzentheile.

So sind z. B. der aufrecht wachsende Hauptstamm und die abwärts wachsende Hauptwurzel einer Pflanze unter einander anisotrop; ebenso die Hauptwurzel und ihre schiefen oder horizontalen Nebenwurzeln. Auch die aufrechten Fruchtträger und das horizontal oder abwärts wachsende Mycelium eines Mucor sind unter einander anisotrop.

Es erscheint nun zweckmässig, die anisotropen Pflanzentheile mit Sachs (vergl. dessen soeben citirte Abhandlung) in folgender Weise zu classificiren:

Orthotrop werden solche Pflanzentheile genannt, die sich, wie die Hauptstämme, Hauptwurzeln, einige Blattstiele, unter durchaus normalen Vegetationsbedingungen vertical stellen. Die orthotropen Theile sind im Allgemeinen radiär gebaut, und sie besitzen im Allgemeinen äusseren Einflüssen gegenüber (Licht, Schwerkraft etc.) eine um ihre Längsachse herum allseitig gleiche Reactionsfähigkeit.[2])

---

[1]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 226.

[2]) Bei einseitigem Einflusse äusserer Kräfte auf normal orthotrope Pflanzentheile können dieselben natürlich auch schiefe Stellungen annehmen.

Diejenigen Theile einer Pflanze, welche nicht orthotrop sind, sondern unter dem Einfluss gleicher äusserer Verhältnisse keine verticale Richtung annehmen, werden nun im Gegensatz zu jenen ersteren als plagiotrop bezeichnet (schiefe oder horizontale Aeste, Nebenwurzeln, Blätter etc.) Alle dorsiventralen Organe, d. h. solche, welche eine Rücken- und eine Bauchseite unterscheiden lassen, wie es z. B. beim Thallus der Marchantien und den meisten Laubblättern der Fall ist, sind zugleich plagiotrop. Dagegen lassen z. B. die Blätter der Irisarten erkennen, dass nicht alle bilateralen Pflanzentheile plagiotrop sind.

Der radiäre oder dorsiventrale Bau eines Pflanzentheils, der, wie im Vorstehenden angegeben worden ist, im Allgemeinen maassgebend für das orthotrope oder plagiotrope Verhalten desselben erscheint, wird theils durch äussere Umstände, theils durch innere Wachsthumsursachen inducirt, und es ist eine wichtige Aufgabe der Physiologie den bezüglichen Verhältnissen genauer nachzugehen. Uebrigens verdient hier die Thatsache noch besonderer Erwähnung, dass die radiär gebauten Organe zwar im Allgemeinen, aber nicht immer, zugleich orthotrop sind. Dies zeigt sich namentlich dann, wenn ein radiär gebauter Pflanzentheil z. B. sowohl auf den Einfluss des Lichtes als auch auf denjenigen der Gravitation reagirt; er kann in diesem Falle orthotrop oder plagiotrop werden. Ich komme im nächsten Kapitel specieller auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass ein radiär gebauter Pflanzentheil, wenn derselbe, wie es z. B. bei den meisten Hauptstämmen der Fall ist, zugleich ein stark negativ geotropisches und positiv heliotropisches Verhalten zeigt, orthotrop werden muss, während ein negativ geotropisches und zugleich negativ heliotropisches Verhalten radiär gebauter Pflanzentheile zum Plagiotropismus derselben führt.

§ 45. Die Festigung der Pflanzentheile. a) Allgemeines. Es ist natürlich von grosser Wichtigkeit für die Pflanzentheile, dass dieselben in den Stand gesetzt werden, äusseren Eingriffen widerstehen und ihre Gestaltungen bewahren zu können. Die Pflanzen haben sich daher im Kampfe ums Dasein mannigfaltige Mittel, die in ihrer Organisation und in ihrem physiologischen Verhalten zum Ausdruck gelangen, erworben, um in dieser Beziehung gesichert zu sein. Ziehen wir zunächst solche unmittelbar ins Auge fallende Mittel in Betracht, so ist auf das Vermögen vieler Gewächse hinzuweisen, sich mit Hülfe von hakenartigen Organen, Haftwurzeln oder Ranken aufrecht zu erhalten. Ebenso dienen die Schlingbewegungen vieler Pflanzentheile demselben Zweck, und viele submerse Wasserpflanzen sind in Folge eines specifischen Gewichts, welches geringer als dasjenige des Mediums ist, in welchem sie leben, vor dem Umsinken geschützt.

Von ganz besonderem Interesse ist hier aber die Frage, welchen Momenten die sich ohne Stützen über die Bodenoberfläche erhebenden Pflanzentheile und ebenso die im Boden fortwachsenden Pflanzenorgane ihre

Widerstandsfähigkeit verdanken, denn es bedarf offenbar sehr wirksamer Mittel, um z. B. die dem Anprall des Sturmes ausgesetzten Bäume vor der Entwurzelung und die Stämme und Stengel grösserer oder kleinerer Gewächse vor dem Umfallen oder dem Einknicken unter der Last, welche sie zu tragen haben, zu schützen.

Die Biegungsfestigkeit, Zugfestigkeit und Druckfestigkeit, welcher die Pflanzen bedürfen, wird durch das Zusammenwirken einer Reihe von Momenten herbeigeführt, von denen bald dieses, bald jenes in erster Linie wirksam erscheint. Es sei hier betont, dass in vielen Fällen schon der Turgor der Zellen als ein sehr bedeutungsvolles Mittel zur Festigung der Pflanzentheile aufgefasst werden muss, und wir sehen ja in der That, dass turgescirende Gewebemassen steif und widerstandsfähig sind, während sie durch Wasserverlust schlaff werden. Sehr allgemein spielen aber die mechanischen Elemente der Gewächse neben der Turgescenz der Zellen oder allein eine sehr wichtige Rolle bei dem Zustandekommen der Festigung der Pflanzentheile.

b) Das mechanische System.[1]) Diejenigen Elemente, aus denen das zur Festigung der Pflanzen dienende mechanische System derselben zusammengesetzt ist, dessen Bedeutung für den Organismus zuerst von Schwendener in ausgedehntem Maasse gewürdigt worden, sind im Allgemeinen von dickwandiger und sehr widerstandsfähiger Beschaffenheit. Diese mechanischen Elemente werden als Stereiden, die Gewebemassen aber, welche durch Vereinigung der Stereiden entstehen, als Stereome bezeichnet. In den höheren Gewächsen ist die physiologische Arbeitstheilung so weit fortgeschritten, dass keineswegs die sämmtlichen vorhandenen Zellen die nämlichen Functionen zu erfüllen haben. Gewisse Zellen schützen den Organismus vor zu starker Transpiration, andere sind assimilatorisch thätig, andere dienen zumal der Leitung plastischer Stoffe, und wieder andere sind vor allem als Bestandtheile des Skeletes von Bedeutung etc. etc.[2]) Diese letzteren werden aber als Stereiden bezeichnet, und es kommen hier zumal die Collenchymzellen (dieselben sind namentlich für die Festigung noch lebensthätiger, wachsender Pflanzentheile von Wichtigkeit), die Libriformfasern, die ächten Bastfasern sowie die Sklerenchymfasern des Grundgewebes in Betracht.

---

[1]) Literatur: Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Baue der Monocotylen etc., 1874; Haberlandt, Die Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems d. Pflanzen 1879; Ambronn, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 12; Reinke, Lehrb. d. allgem. Botanik; Potonié, Sammlung gemeinnütziger wissensch. Vorträge. Herausg. von Virchow und Holtzendorf, XVI, Ser., H. 382; G. Haberlandt, Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. 2.

[2]) Es sei übrigens bemerkt, dass die mechanischen Gewebe, wenngleich sie wesentlich zur Festigung der Pflanzentheile dienen, doch auch in anderweitiger Beziehung von Bedeutung für den Organismus sein können. Ferner sei erwähnt, dass man diejenigen Gewebe der Fibrovasalstränge, die nicht zur Festigung dienen (Tracheen, Siebröhren etc.), als *Mestom* bezeichnet.

Die Festigkeit der Stereomzellen ist eine sehr bedeutende; ein Faden frischer Bastzellen von 1 Quadratmillim. Querschnitt vermag z. B., ohne zu zerreissen und ohne dass seine Elasticitätsgrenze überschritten würde, ein Gewicht von 15 bis 25 Kilogr. zu tragen. Das Tragvermögen des stärksten Stereoms steht demnach jenem des Eisens nicht nach.

Es ist nun von sehr hervorragendem Interesse, wie zumal Schwendener eingehend nachweist, dass die Anordnung der Stereiden in den Pflanzen denselben Regeln folgt, welche auch von den Technikern bei der Construktion des Gebälkes eines Hauses, eines Thurmes oder einer Brücke in Betracht gezogen werden. Dabei wird in allen Fällen das Ziel verfolgt, die erforderliche Festigkeit mit einem möglichst geringen Aufwand von Material herzustellen.

Denken wir uns eine vertikal stehende Construktion, die mit dem einen Ende in der Erde steckt, an deren oberem Ende aber ein Strick angebracht ist, so muss dieselbe, wenn sie einem seitlichen Zuge ausgesetzt wird, biegungsfest sein, um der Zugkraft Widerstand leisten zu können. Es ist klar, dass vor allem die der Zugstelle zugewandte und die gegenüberliegende Fläche der Construktion dem Angriff der Zugkraft ausgesetzt sind, und daher muss bei der Herstellung einer Construktion, die biegungsfest sein soll, zumal darauf geachtet werden, dass einerseits die Zuggurtung, andererseits die Druckgurtung derselben aus möglichst widerstandsfähigem Material angefertigt werde, während es genügt, als Verbindungsmittel (Füllung) der Gurtungen ein Gitterwerk zu verwenden. Der Querschnitt einer biegungsfesten Construktion, wie wir dieselbe hier im Sinne haben, kann durch ein doppeltes T (I) dargestellt werden, weshalb man kurzweg von T-Trägern redet. Werden mehrere T-Träger vereinigt, welche die zwischen den Gurtungen vorhandene Füllung gemeinsam haben, so resultirt eine Construktion, die nicht, wie die erwähnte, nur einseitig biegungsfest erscheint, sondern allseitig biegungsfest sein kann.

Es ist hier nicht der Ort, im Speciellen auf die Anordnung der Stereiden in einseitig oder allseitig biegungsfesten Pflanzentheilen einzugehen. Ich erwähne hier nur, dass namentlich die langen Blätter monocotyler Pflanzen vorzügliche Beispiele einseitig biegungsfester Pflanzentheile abgeben, während die meisten Stammgebilde der Gewächse allseitig biegungsfest construirt sind, um dem Einfluss des Windes sowie anderweitiger Verhältnisse einen genügenden Widerstand entgegenstellen zu können.

Die Anordnung des Stereoms in den biegungsfesten Blättern sowie Stammgebilden ist übrigens eine äusserst mannigfaltige, und wird nur durch ein eindringenderes Specialstudium verständlich.

Abgesehen von den biegungsfesten Pflanzentheilen giebt es andere, für welche es besonders wichtig erscheint, dass dieselben zug- oder druckfest gebaut seien. In beiden Fällen kommt es wesentlich auf die Menge des widerstandsfähigen Materials und ferner darauf an, dass die Wirkungen der Zug- oder Druckkräfte sich möglichst gleichmässig auf die vor-

handenen mechanischen Elemente vertheilen. Zugfest müssen z. B. die Wurzeln und Rhizome gebaut sein, weil sie dem Zuge der durch den Wind bewegten oberirdischen Pflanzentheile Widerstand zu leisten haben; ebenso müssen die im strömenden Wasser fluthenden Gewächse und z. B. auch die Fruchtstiele, welche die Last der Früchte zu tragen haben, zugfeste Constructionen aufweisen. Für die Stämme, welche grosse Kronen zu tragen haben, und ebenso für unterirdische Organe, die dem seitlichen Druck beträchtlicher Erdmassen widerstehen müssen, ist dagegen ein druckfester Bau von besonderer Bedeutung. In der That lehrt uns die Erfahrung, dass die Stereiden in den genannten Pflanzentheilen eine derartige Anordnung aufweisen, dass die letzteren einen erheblichen Grad von Zug- oder Druckfestigkeit vertragen.

Zweites Kapitel.

Specielles über die natürliche Richtung der Pflanzentheile.

§ 46. Die ursächlichen Momente. — Das Studium der natürlichen Richtung, welche die Pflanzentheile im Laufe ihrer Entwickelung annehmen, führt zu der Ueberzeugung, dass diese Richtung in der That eine solche ist, die es den einzelnen Organen in sehr vollkommener Weise ermöglicht, ihre specifische physiologische Arbeit zu leisten. Es ist vielleicht gerade diese Erfahrung, welche verschiedene Forscher veranlasste, den einzelnen Pflanzentheilen ganz besondere Eigenschaften zuzuschreiben, durch welche dieselben überhaupt erst in den Stand gesetzt werden, jene bestimmten, für den gesammten Organismus keineswegs bedeutungslosen Stellungsverhältnisse einzunehmen.

Frank[1]) z. B. ist der Ansicht, dass es nothwendig erscheint, um die Wachsthumsrichtung plagiotroper Pflanzentheile zu erklären, eine eigenthümliche Polarität der Zellhäute der Zellen derselben anzunehmen. In Folge dessen werden plagiotrope Organe von der Gravitation sowie dem Licht derartig afficirt, dass sich ihre Achsen rechtwinkelig zur Richtung der Wirkung der Schwerkraft und zur Richtung der Lichtstrahlen stellen. Den plagiotropen Pflanzentheilen kommt daher ein transversaler Geotropismus und Heliotropismus zu, während der gewöhnliche oder longitudinale Geotropismus und Heliotropismus den orthotropen Pflanzentheilen eigenthümlich ist.

Von Ch. sowie Fr. Darwin[2]) wird ebenfalls die Ansicht vertreten,

---

[1]) Vergl. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.

[2]) Vergl. Ch. u. Fr. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsche Ausgabe, 1881, pag. 374 u. 446. Vergl. auch Fr. Darwin, Linnean Society Journal. V. 28.

dass vielen Pflanzentheilen eine besondere Form des Heliotropismus und Geotropismus (Diaheliotropismus und Diageotropismus) zukomme.[1])

Ich theile die Annahme von dem Vorhandensein verschiedener Formen des Heliotropismus sowie des Geotropismus nicht. Meiner Meinung nach, die hier übrigens nicht im Detail begründet werden kann, haben weder Frank noch Ch. und Fr. Darwin entscheidende Beweise für ihre Auffassungen beigebracht, und es lassen sich einerseits principielle Bedenken gegen dieselben geltend machen, andererseits lässt sich auf Grund der Erfahrung zeigen, dass die Annahme von der Existenz des Transversal-Heliotropismus und des Transversal-Geotropismus überhaupt zur Erklärung der Phänomene, um die es sich hier handelt, entbehrt werden kann. Ich werde daher im Folgenden den nämlichen Standpunkt einnehmen, wie er auch von de Vries[2]) und Sachs[3]) vertreten wird.

Die Richtung plagiotroper Pflanzentheile wird durch ganz analoge Ursachen bedingt, wie solches auch die Stellungsverhältnisse orthotroper Pflanzentheile hervorrufen. Als solche Ursachen sind aber namentlich die durch innere oder äussere Wachsthumtbedingungen veranlassten Wachsthumsbewegungen der Organe (epinastische, hyponastische, heliotropische, geotropische, hydrotropische Bewegungen etc.) sowie einige andere Momente, z. B. die Belastung der Pflanzentheile, anzusehen. Wenn nun verschiedene Wachsthumsbedingungen (innere und äussere, oder verschiedenartige äussere) gleichzeitig auf einen und denselben Pflanzentheil einwirken, so ist es klar, dass die Richtung des betreffenden Organs eine Resultirende aus verschiedenen Componenten sein muss, und es darf dies namentlich keinen Augenblick ausser Acht gelassen werden, wenn es sich um die Beurtheilung des Zustandekommens der Stellung plagiotroper Pflanzentheile handelt. Beachtung verdient auch noch mit Bezug auf die in Rede stehenden Verhältnisse die Thatsache, dass die dorsiventralen Pflanzentheile, welche ja stets zugleich plagiotrop sind, auf ihren verschiedenen Seiten nicht die nämliche Reactionsfähigkeit gleichen äusseren Einflüssen gegenüber erkennen lassen, und endlich ist zu erwähnen, dass die Stellung eines Pflanzentheiles häufig auch durch die Stellung eines zweiten Pflanzentheiles, mit welchem jener erstere in organischer Verbindung steht, beeinflusst wird.

§ 47. Specielles über die natürliche Richtung einiger Pflanzentheile. Es soll im Folgenden unter Berücksichtigung der im letzten Paragraphen angedeuteten Principien gezeigt werden, auf welchem Wege die natürliche Richtung einiger Pflanzentheile zu Stande kommt, um

---

[1]) Was Frank als Transversal-Heliotropismus und Transversal-Geotropismus bezeichnet, wird von Ch. u. Fr. Darwin Diaheliotropismus und Diageotropismus genannt.

[2]) Vergl. de Vries, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 223. Weitere Literatur: Frank, Botanische Zeitung, 1873, und H. de Vries, Flora 1873.

[3]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 228.

dem Leser das Verständniss der hier in Betracht kommenden Phänomene noch etwas zu erleichtern.

1. *Marchantia polymorpha.*[1]) Wächst die Pflanze im Freien unter dem Einfluss allseitig gleicher Beleuchtung auf einem horizontalen Boden, so sind die beiden Thalluslappen dem Boden mit ihrer Unterseite dicht angepresst, also der Hauptsache nach horizontal gestellt. Zum Unterschied von diesen dorsiventralen und plagiotropen Thalluslappen sind die radiären Wurzelhaare orthotrop und dringen senkrecht in den Boden ein. Fructificirt die *Marchantia*, so zeigt sich, dass die Träger der männlichen sowie weiblichen Hüte nach aufwärts gerichtet sind, also als orthotrop und im Verhältniss zu den Wurzelhaaren als antitrop erscheinen.

Bei der Ausführung seiner scharfsinnigen Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie der einzelnen Theile der *Marchantia* liess Sachs die Pflanzen zunächst auf in bestimmter Weise präparirten Torfstücken zur Entwicklung gelangen, und die Lichtstrahlen in einem Winkel von 45° auf das Beobachtungsmaterial einwirken. Dabei ergab sich vor allem, dass die Fruchtträger den schief einfallenden Lichtstrahlen entsprechend schief gerichtet waren, während sich die Thalluslappen bei günstiger, d. h. ziemlich intensiver Beleuchung, den Lichtstrahlen nahezu rechtwinkelig entgegenzustellen suchten. Zur Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache ist namentlich das Folgende zu beachten. Es ist sicher, dass die Thalluslappen von Marchantien ein negativ geotropisches Verhalten zeigen (vergl. die Abhandlung von Sachs, pag. 236). Wird die morphologische Unterseite der Thalluslappen von schwachem oder intensivem Licht getroffen, so verhalten sich dieselben stets positiv heliotropisch (pag. 237). Dagegen ist es sehr merkwürdig, dasss schwaches Licht einerseits und intensives andererseits keineswegs die nämlichen Wirkungen zur Geltung bringt, wenn dasselbe die Oberseite der Thalluslappen trifft. Bei schwachem Licht bleiben die Thalluslappen sehr schmal, die Pflanzentheile werden rinnig, und ihre Oberseite erscheint concav eingekrümmt. Dagegen ruft normale Beleuchtung erst die Breitenentwickelung der Lappen hervor, und die Oberseite derselben ist unter solchen Verhältnissen bestrebt, die Unterseite concav zu machen.

Man könnte nun dieses stärkere Wachsthum der Oberseite der Thalluslappen im intensiven Licht, wie es auch thatsächlich von Wiesner[2]) geschehen ist, als eine Folge negativen Heliotropismus auffassen. Aber dagegen sind doch wohl Bedenken geltend zu machen. Der typische negative Heliotropismus, den wir bereits an ganz anderer Stelle kennen lernten, und der den Gegensatz zum positiven Heliotropismus bildet, führt ein schnelles und auch bei schwacher Lichtintensität hervortretendes Wegwenden der Pflanzentheile vom Licht herbei. Das lebhafte Wachsthum der

[1]) Vergl. Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 229.

[2]) Vergl. Wiesner, Sonderabdruck aus d. 43. Bd. d. Denkschriften d. Akadem. d. Wiss. zu Wien. pag. 55.

Oberseite des Thallus von *Marchantia* kommt aber nur bei starker und lange anhaltender Lichtwirkung zu Stande. Die Thalluslappen verhalten sich dem Licht gegenüber ähnlich wie die Laubblätter höherer Pflanzen. Diese bilden sich auch im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtzutritt rinnig und faltig aus; das stärkere Wachsthum der Blattoberseite wird, wie das lebhaftere Wachsthum der Oberseite des Thallus von *Marchantia*, erst durch Licht von höherer Intensität hervorgerufen. Nach alledem erscheint es zweckmässig, diese durch normale Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufenen Wachsthumsphänomene der Oberseite der Blätter sowie des Thallus der Marchantien nicht als solche aufzufassen, die durch negativen Heliotropismus bedingt werden, sondern dieselben als Folge einer bestimmten Form der Epinastie, nämlich der Photoepinastie, zu deuten.[1])

Die Wachsthumsrichtung der plagiotropen Thalluslappen von Marchantien wird also bestimmt durch den negativen Geotropismus, den positiven Heliotropismus sowie durch die Photoepinastie derselben. Das Licht, zumal intensives, würde, wenn dasselbe allein wirkte, eine Convexkrümmung der Oberseite der Pflanzentheile herbeiführen, während die Wirkung der Schwerkraft allein grade das Entgegengesetzte zur Folge haben würde. Wachsen die Thalluslappen nun unter geeigneten Umständen ohne Krümmungen gerade aus, indem sie dem Einfluss der Gravitation sowie des Lichtes ausgesetzt sind, so bedeutet dies, dass die Schwerkraftskrümmung von den durch das Licht inducirten Krümmungen gerade ausgeglichen wird.

2. Wurzeln. Die Hauptwurzeln sind orthotrop und zwar im Verhältniss zu den Hauptstämmen antitrop, da sie nicht grade nach aufwärts, sondern im Gegentheil gerade nach abwärts wachsen. Für das Wachsthum der Hauptwurzeln ist der positive Geotropismus maassgebend, denn wenn die Organe durch zufällige Umstände oder absichtlich einer Ablenkung aus ihrer normalen Wachsthumsrichtung unterliegen, so ist die Gravitation bestrebt, dieselben sofort wieder in die letztere zurückzuführen.

Mit Bezug auf die Wachsthumsrichtung der Nebenwurzeln erster Ordnung ist besonders zu beachten, dass dieselben allerdings ein positiv geotropisches Verhalten zeigen, dass die Schwerkraft das Wachsthum der Organe aber nur so lange beeinflusst, bis der geotropische Grenzwinkel erreicht ist.

3. Stammgebilde. Die multilateralen oder radiär gebauten Hauptstämme der Pflanzen reagiren gewöhnlich allseitig gleichartig auf den Einfluss des Lichtes und der Gravitation; sie suchen sich daher so zu stellen, dass die äusseren Einflüsse auf alle Seiten ihrer Längsachse gleichmässig einwirken. Die orthotrope Stellung der Hauptstämmme wird vor allem durch den negativen Geotropismus und den positiven Heliotropismus derselben bedingt.

---

[1]) Vergl. Detmer, Botanische Zeitung. 1882. No. 46.

Die Wachsthumsrichtung der schiefen oder horizontalen Sprosse wird durch Belastungsverhältnisse, Hyponastie, Epinastie, Geotropismus sowie Heliotropismus bestimmt.[1] Es möge dem Leser überlassen bleiben, sich die Wachsthumsrichtung in speciellen Fällen klar zu machen; nur ein einziges Beispiel sei hier angeführt. In seiner Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile bespricht Sachs unter anderem das Verhalten der Sprosse von *Tropaeolum majus* und gelangt durch seine Untersuchungen zu folgenden Resultaten. Das hypocotyle Stengelglied von *Tropaeolum* ist anfangs positiv heliotropisch. Später wird dasselbe, ebenso wie die folgenden Internodien, negativ heliotropisch.[2] Die Stengel krümmen sich daher vom Licht fort und legen sich nach rückwärts flach auf den Boden nieder oder an eine eventuell vorhandene Mauer dicht an. Wenn das Licht nicht intensiv ist, so wenden sich die Pflanzen nicht in dem nämlichen Maasse wie bei starker Beleuchtung vom Licht ab, offenbar deshalb, weil die Lichtwirkung nicht im Stande iss, die negativ geotropische Krümmung der Stengeltheile vollkommen auszugleichen.

Einige Stengeltheile, z. B. die Rhizome von *Yucca*, wachsen, wie die Hauptwurzeln, in Folge ihres positiven Geotropismus senkrecht in die Erde. Dagegen ist noch nicht sicher festgestellt, welche Momente den Plagiotropismus der Rhizome von *Heleocharis*, *Sparganiuu* etc. verursachen.[3]

Viele Blüthen wenden sich dem Licht zu, eine Erscheinung, die durch den positiven Heliotropismus der die Blüthen tragenden Stengeltheile zu Stande kommt.[4] In vielen Fällen nehmen die Blüthen eine fixe Lichtlage an. Andere Blüthen verändern ihre Stellung im Laufe eines Tages und folgen dem Gange der Sonne. Die Sonnenblume zeigt dieses letztere Verhalten übrigens gewöhnlich nicht; dagegen ist dasselbe namentlich für die Blüthenstände von *Tragopogon orientale* constatirt worden. In der Nacht stehen die Internodien, welche die Blüthenköpfe tragen, sowie diese selbst, aufrecht; am Tage wird durch den Heliotropismus eine fortschreitende Bewegung der Pflanzentheile herbeigeführt. Auch die Blüthen von *Leontodon hastilis* folgen dem Lauf der Sonne. Einige Blüthen nehmen keine heliotropische Lage an; sie sind, selbst bei einseitiger Beleuchtung, zenithwärts gerichtet. Viele Detailangaben über Stellungsverhältnisse der Blüthen und über die Ursachen derselben findet man auch in einem kürzlich von Vöchting[5] herausgegebenen Buche.

Die während der Blüthezeit aufrecht stehenden Blüthenstengel von *Cyclamen persicum* wachsen während der Frucht- und Samenentwicklung

---

[1]) Vergl. H. de Vries, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. 1. pag. 267

[2]) Es ist übrigens fraglich, ob man es hier mit wirklichem negativem Heliotropismus oder nur mit jener unter 1 erwähnten durch das Licht inducirten Form der Epinastie zu thun hat.

[3]) Vergl. Elfving, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Bd. 2. pag. 489.

[4]) Vergl. über das Folgende, Wiesner, Sonderabdruck aus dem 43. Bd. der Denkschrift der Akadem. d. Wiss. zu Wien. pag. 62.

[5]) Vergl. Vöchting, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882.

noch bedeutend und krümmen sich dabei so stark, dass die Kapseln in den Boden eingegraben werden können. Nach Darwin[1]) soll der negative Heliotropismus diese Erscheinung hervorbringen. Für die Früchte von *Trifolium subterraneum* und *Arachis hypogaea* ist es bekanntlich wichtig, dass dieselben unter der Erde zur Reife gelangen. Das Eingraben der Pflanzentheile wird nach Darwin (vergl. pag. 440 der soeben citirten Schrift) durch geotropische Bewegungen vermittelt.

4. Blätter.[2]) Die meisten grünen Blätter haben das Bestreben, ihre morphologische Oberseite dem Licht zuzukehren und sich dabei im Allgemeinen senkrecht zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Wird diese Stellung der Blätter künstlich verändert, so suchen die Pflanzentheile ihre normale Lage zum Licht alsbald wieder einzunehmen.

Die Stellungsverhältnisse der Blätter werden namentlich durch die Hyponastie derselben, sowie durch das Verhalten der Organe dem Licht und der Schwerkraft gegenüber bestimmt. Frank (vergl. dessen citirte Abhandl., pag. 46) hat beobachtet, dass die sich im Dunkeln entwickelnden Wurzelblätter von *Plantago major, Capsella Bursa pastoris, Primula elatior* etc. eine verticale Stellung erlangen, eine Thatsache, die durch das Zusammenwirken der Hyponastie der Blätter sowie des negativen Geotropismus derselben ihre Erklärung findet. Bei Lichtzutritt legen sich die Wurzelblätter horizontal auf den Boden, indem jetzt die durch das Licht inducirte Epinastie (Photoepinastie) ein sehr lebhaftes Wachsthum der Oberseite der Blätter hervorruft (vergl. meine Angaben über das Blattwachsthum in der botan. Zeitung, 1882, No. 46, vergl. auch § 21). Weitere Details über die Stellungsverhältnisse der Blätter sind in den citirten Schriften nachzusehen. Ein besonderes Interesse gewähren die Stellungsverhälsnisse, welche die Blätter der sogen. Compasspflanzen (*Lactuca scariola, Silphium lacciniatum*) annehmen können. Der Erdmagnetismus ist übrigens nicht die Ursache des eigenthümlichen Verhaltens der Blätter dieser Gewächse, sondern dasselbe kommt durch Lichtwirkung zu Stande.[3])

---

[1]) Vergl. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsche Ausgabe. pag. 369.

[2]) Vergl. Frank, Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig 1870: H. de Vries, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. 1, pag. 240. Vergl. auch Wiesner's soeben citirte Abhandlung und Detmer, Botan. Zeitung, 1882, No. 46.

[3]) Vergl. Stahl, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. 15.

Fünfter Abschnitt.

Die Variationsbewegungen der Pflanzen.

Erstes Kapitel.

Constatirung der Erscheinungen.

§ 48. Einleitende Bemerkungen. — Es ist festgestellt worden, dass eine grosse Anzahl wachsthumsfähiger Pflanzentheile aus inneren Ursachen oder unter dem Einfluss äusserer Verhältnisse zu Bewegungen veranlasst werden. Derartige Bewegungen zeigen z. B. die Schlingpflanzen, die Ranken, die heliotropisch sowie geotropisch empfindlichen Organe etc., und das gemeinsame charakteristische Merkmal dieser mannigfaltigen Nutationen liegt darin, dass dieselben eben nur wachsenden oder noch wachsthumsfähigen Pflanzentheilen eigenthümlich sind, und dass sie desshalb stets eine nicht wieder rückgängig zu machende Veränderung des betreffenden Organes zur Folge haben.

Im Gegensatz zu diesen Nutationsbewegungen stehen nun die Variationsbewegungen der Pflanzen. Dieselben kommen gewöhnlich unter Vermittelung besonderer Organe, der Gelenkpolster, auf deren Beschaffenheit wir weiter unten specieller hinweisen werden, zu Stande; sie sind ferner im Gegensatz zu den Nutationsbewegungen wachsender Pflanzentheile nur ausgewachsenen Organen eigenthümlich, und führen zu Veränderungen derselben, die nachträglich wieder aufgehoben werden können.

Es ist übrigens zu bemerken, dass die Nutationsbewegungen einerseits und die Variationsbewegungen andererseits in vieler Hinsicht Uebereinstimmungen unter einander erkennen lassen, und dies zeigt sich schon darin, dass gewisse Formen jener so wie dieser Bewegungen durch die nämlichen Ursachen (spontane Ursachen, Beleuchtungsverhältnisse, Berührung, resp. Erschütterung) hervorgerufen werden können, und ferner ist namentlich zu betonen, dass die durch innere oder äussere Ursachen bedingten Vorgänge im Innern der reizbaren Zellen in beiden Fällen erhebliche Analogien zeigen.

Wir haben oft hervorgehoben, dass der Process des Wachsthums nur dann zur Geltung kommen kann, wenn zwischen dem Zellinhalte einer- und den dehnbaren Zellschichten andererseits eine gewisse Spannung herrscht.

Nur die turgescirenden Zellen sind im Stande zu wachsen, und es ist gewiss, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit einer Zelle in genauer Beziehung zu der Turgorausdehnung derselben steht. Einer Veränderung der Wachsthumsgeschwindigkeit einer Zelle geht daher eine durch innere oder äussere Ursachen veranlasste Erhöhung, resp. Herabsetzung der Turgorausdehnung der Zelle voraus. Wenn die Organe der Pflanzen in den ausgewachsenen Zustand übergegangen sind, so braucht damit die Fähigkeit der Zellen, unter dem Einfluss innerer oder äusserer Ursachen Veränderungen ihrer Turgorausdehnung zu erfahren, noch nicht zu erlöschen. Verharren die peripherischen Zellschichten nur in einem dehnbaren und elastischen Zustand, so ist das Zustandekommen von Turgorveränderungen, trotzdem die Zellen nicht mehr wachsen, keineswegs ausgeschlossen.

Wenn innere oder äussere Ursachen die Turgorausdehnung der Zellen auf verschiedenen Seiten wachsender Pflanzentheile nicht in derselben Weise verändern, so rufen dieselben Nutationsbewegungen, d. h. mit Wachsthum der Zellen verbundene Bewegungen hervor. Die nämlichen Ursachen geben hingegen, wenn sie die Turgorausdehnung der Zellen verschiedener Seiten ausgewachsener Organe in ungleicher Weise beeinflussen, zur Entstehung von Variationsbewegungen Veranlassung.

§ 49. Die verschiedenen Formen der Variationsbewegungen. — a) Die spontanen oder autonomen Variationsbewegungen.[1]) Manche Pflanzentheile lassen unter günstigen äusseren Umständen ein von der Temperatur sowie den Beleuchtungszuständen unabhängiges, allein durch innere Ursachen hervorgerufenes Hin- und Herschwanken erkennen. Sehr deutlich lassen sich derartige Bewegungen an den Seitenblättchen von *Desmodium gyrans*, einer in Indien einheimischen Papilionacee, erkennen. Die Bewegung der Seitenblättchen wird durch die dem gemeinschaftlichen Blattstiel ansitzenden dünnen Stielchen derselben vermittelt. Die Organe beschreiben elliptische Bahnen. Ein Umlauf der Seitenblättchen wird bei 35° C. in 85—90 Secunden, bei 28—30° C. in 4 Minuten vollendet. Bei 22° C. hört die Bewegung schon auf. Das Endblatt von *Desmodium gyrans* ist im Stande, pendelartige Bewegungen von geringer Amplitude auszuführen. Die Amplitude sowie die Geschwindigkeit der spontanen Variationsbewegungen der Laubblättchen anderer Pflanzen, (*Oxalis acetosella, Mimosa pudica, Acacia lophantha, Trifolium pratense, Phaseolus*) sind nicht so bedeutend wie diejenigen der *Desmodium*-Blättchen. Es kommt noch hinzu, dass die Blätter jener Gewächse auch für Veränderungen der Beleuchtungsverhältnisse empfindlich sind, ein Umstand, der eine Verdeckung der spontanen Variationsbewegungen leicht zur Folge haben kann. Die auf- und abgehenden Bewegungen der Blätter von *Oxalis, Trifolium, Mimosa* etc., welche innerhalb kurzer Zeit (die Blätter kehren nach Verlauf

[1]) Literatur: Meyen, Neues System d. Pflanzenphysiologie, 1839, Bd. 3: Cabsch, Bot. Zeit., 1861, pag. 355; Sachs, Flora, 1853, pag. 468; Pfeffer, physiologische Unters., 1873.

einer oder einiger Stunden in ihre ursprüngliche Lage zurück) Stellungsveränderungen der Blätter bedingen, sind übrigens leicht zu constatiren, wenn die betreffenden Pflanzen längere Zeit constanter Dunkelheit oder continuirlicher Beleuchtung ausgesetzt werden.

b) Die durch Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse inducirten Variationsbewegungen. Die Blätter vieler Pflanzen (*Oxalis, Trifolium, Phaseolas, Mimosa* etc.) erfahren unter dem Einfluss wechselnder Beleuchtungsverhältnisse Stellungsveränderungen. Die Empfindlichkeit verschiedener Gewächse für Lichtwechsel ist specifisch verschieden, jedoch zeigt sich im Allgemeinen stets, dass die Blätter sich am Licht flach ausbreiten (Tagesstellung)[1], während sie im Dunkeln zusammengeschlagen erscheinen (Nachtstellung). Diese Stellungsänderungen können aber auf mannigfaltige Weise zu Stande kommen, und es ist in dieser Hinsicht besonders wichtig, dass nicht allein die *foliola*, sondern auch die Hauptblattstiele unter Vermittelung der vorhandenen Blattpolster zu Bewegungen befähigt sind. Bei *Mimosa* senkt sich der Hauptblattstiel im Dunkeln nach abwärts, während sich die Blättchen nach vorn und oben wenden und sich mehr oder weniger übereinander legen. In der Dunkelstellung ist der Blattstiel von *Phaseolus* nach aufwärts gerichtet, während sich die *foliola* nach abwärts geschlagen haben. Im Dunkeln legen sich die Blättchen von *Oxalis, Robinia, Lupinus*, nach abwärts zusammen; die Blättchen von *Trifolium, Vicia, Lotus, Lathyrus* schlagen sich hingegen im Dunkeln aufwärts zusammen.

c) Die durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen. Manche Pflanzen (*Oxalis*- sowie *Mimosa*-Arten, *Robinia Pseudoacacia, Acacia lophantha)*, welche spontane und durch Beleuchtungsverhältnisse inducirte Variationsbewegungen zeigen, sind ebenso für Berührung, resp. Erschütterung empfindlich. Unter dem Einfluss solcher Reize nehmen die Blätter der Gewächse eine Stellung an, welche der durch Verdunkelung hervorgebrachten Nachtstellung gleicht; nach Aufhören des Reizes gehen die Organe aber allmählich wieder in die ausgebreitete Stellung über. Die Empfindlichkeit der Pflanzen für Berührung sowie Erschütterung ist specifisch verschieden. Bei einigen Gewächsen bedarf es starker und wiederholter Reize, um eine Lageveränderung der Blätter zu erzielen; andere Pflanzen (*Mimosa pudica, Oxalis sensitiva)* reagiren auf die schwächste Berührung sehr lebhaft, und es zeigt sich, dass die Bewegungsphänomene in Folge einer Fortleitung des Reizes sogar an solchen Theilen der Gewächse auftreten, welche nicht unmittelbar berührt wurden.[2])

[1]) Uebrigens ist hier zu bemerken, dass recht intensives Licht die Blätter verschiedener hier in Betracht kommender Pflanzen veranlasst, besondere Stellungsverhältnisse anzunehmen, die nicht mit jenen der Tagesstellung identisch sind. Vergl. Specielleres bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 265, wo auch die Literatur angegeben.

[2]) Vergl. Dutrochet, Mémoires p. servir etc., 1837; Pfeffer, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 9, pag. 308.

Eigenthümliche Variationsbewegungen zeigen auch die Blätter von *Dionaea muscipula* und *Aldrovanda vesiculosa.* Die Blätter dieser fleischverdauenden Pflanzen schliessen sich nämlich, wenn ihre Oberseite gereizt (berührt) wird.

Die Staubfäden von *Berberis* sowie von *Mahonia*-Arten sind im ruhenden Zustande nach aussen geschlagen. Sie reagiren auf einen Reiz, der die Innenseite des Filaments trifft, und krümmen sich in Folge dessen nach innen, so dass die Antheren mit der Narbe in Berührung gelangen.

Sehr eigenthümlich sind die Bewegungsphänomene der Filamente vieler Compositenblüthen *(Centaurea, Onopordon, Carduus, Cichorium, Hieracium)* Die fünf Filamente tragen die fünf mit einander verklebten Antheren. Die Filamente sind im Ruhezustande convex nach aussen gebogen und an jeder Stelle fast gleich empfindlich für Berührung oder Erschütterung. Ein Reiz bedingt eine Contraction der Filamente; sie strecken sich gerade, und die Antheren entleeren den Pollen nach oben, welcher nun von den Insekten, welche die Reizung vermittelten, auf die bereits entfalteten Narben anderer Blüthen oder Blüthenköpfe übertragen werden kann.

Zu bemerken ist noch, dass auch die Narbenlappen der Blüthen von *Mimulus* sowie anderer Pflanzen empfindlich für Berührung sind. Wird nämlich die Innenseite der Narbenlappen berührt, so legen sich dieselben zusammen, offenbar um den auf sie von Insekten übertragenen Pollen festzuhalten.

§ 50. Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Variationsbewegungen.[1]) Es ist zunächst ganz im Allgemeinen zu bemerken, dass diejenigen Pflanzentheile, welche Variationsbewegungen auszuführen vermögen, zwei Zustände zeigen können, nämlich den Bewegungs- und den Starrezustand. Der erstere Zustand ist den Organen unter normalen Verhältnissen eigenthümlich; der letztere tritt ein, wenn die Pflanzen längere Zeit abnormen Umständen ausgesetzt werden. Es ist aber der Starrezustand ja nicht mit dem todten Zustand der bewegungsfähigen Pflanzentheile zu verwechseln, denn während dieser mit Veränderungen an den Zellen verbunden ist, die nicht wieder rückgängig zu machen sind, kann ein Organ aus dem Starrezustand durch geeignete Mittel aufs Neue in den Bewegungszustand übergeführt werden.

Sauerstoffentziehung tödtet die bewegungsfähigen Pflanzentheile zunächst nicht, sondern führt dieselben nur in einen Starrezustand über, der aber, wenn die Sauerstoffentziehung nicht zu lange gedauert hatte, durch erneute Sauerstoffzufuhr wieder rückgängig gemacht werden kann. Lange dauernde Sauerstoffentziehung tödtet die Zellen natürlich. Ebenso können die Bewegungsorgane der Pflanzen durch die Einwirkung verschiedener Substanzen (z. B. Aether und Chloroform) sowie durch elektrische Reize

[1]) Literatur: Cabsch, Botan. Zeitung, 1861 und 1862; Dutrochet, Mémoires p. serv. etc. T. 1., pag. 562; Sachs, Flora, 1863 u. Lehrbuch d. Botanik 1874; pag. 857,

in vorübergehende Starrezustände versetzt werden. Die Blätter von *Mimosa* gehen ferner durch oft und in kurzen Zeiträumen wiederholte Reizung (Erschütterung) in einen vorübergehenden Starrezustand über. Der nämliche Zustand der Blätter wird durch Wassermangel, der noch gar nicht so weit zu gehen braucht, dass die Turgescenz der Blattzellen sichtbar geringer geworden ist, herbeigeführt.

Von besonderem Interesse sind die Starrezustände reizbarer Pflanzentheile, welche durch ungünstige Temperatur- sowie Beleuchtungsverhältnisse hervorgebracht werden.

Die vorübergehende Kältestarre der Blätter von *Mimosa pudica* macht sich bei Temperaturen unter 15° C. geltend. Es verschwindet zunächst die Empfindlichkeit für Berührung und Erschütterung, sodann die Reactionsfähigkeit für Beleuchtungswechsel, und endlich hören auch die spontanen Variationsbewegungen auf. Werden die *Mimosa*-Pflanze $^1/_2$ Stunde lang einer Lufttemperatur von 45° C. ausgesetzt, so sind die Blätter in den Zustand der vorübergehenden Wärmestarre übergegangen. Bei höherer Temperatur tritt dasselbe innerhalb kürzerer Zeit ein.

Werden *Mimosa*- oder *Oxalis*-Pflanzen u. s. w., nachdem dieselben zunächst unter normalen Verhältnissen verweilt haben, constanter Dunkelheit ausgesetzt, so verschwinden die durch den Wechsel von Tag und Nacht inducirten Variationsbewegungen alsbald, während die spontanen Bewegungen noch einige Zeit lang fortdauern. Endlich gehen die Blätter aber in den Zustand der Dunkelstarre über, aus welchem sie indessen durch neu erfolgende Beleuchtung wieder erweckt werden können. Es ist besonders zu beachten, dass die Blätter im Zustand der Dunkelstarre keineswegs jene Stellungsverhältnisse zu zeigen brauchen, zu welchen sie unter normalen Umständen durch Verdunkelung veranlasst werden. Die einzelnen Blättchen der dunkelstarren Mimose sind z. B. nicht zusammengeschlagen, sondern ausgebreitet, aber, worauf es vor allem ankommt, bewegungslos.

Bewegungsfähige Pflanzentheile, die normalen Verhältnissen ausgesetzt sind und auf den Einfluss des Beleuchtungswechsels zu reagiren vermögen, werden von Sachs als solche bezeichnet, die sich im Zustande des Phototonus befinden. Es besteht also ein ausgeprägter Gegensatz zwischen dunkelstarren und phototonischen Pflanzentheilen. Die letzteren gehen, wenn sie constanter Dunkelheit oder überhaupt einem zu wenig intensiven Licht ausgesetzt werden, allmählich in den Zustand der Dunkelstarre über.

Zweites Kapitel.

Die Ursachen der Variationsbewegungen.

§ 51. Die spontanen Variationsbewegungen. Man könnte von vornherein zu der Ansicht neigen, dass die spontanen Bewegungen, wie dieselben den Blättern von *Desmodium, Mimosa, Oxalis* etc. eigenthümlich

sind, zu Stande kommen, indem immer nur die Turgorausdehnung der Zellen der einen Gelenkhälfte eine Steigerung erfährt, die Expansionskraft in der antagonistischen Gelenkhälfte aber zunächst keine Veränderung erleidet. Diese Ansicht muss aber als eine nicht zutreffende zurückgewiesen werden. Pfeffer[1]) hat nämlich gefunden, dass die Biegungsfestigkeit der Gelenke beweglicher Blätter unverändert bleibt, während die Organe beträchtliche Oscillationen ausführen. Dieses Beobachtungsresultat zwingt zu der Annahme, dass die Gesammtspannung in den Bewegungsorganen während der Thätigkeit derselben (natürlich gleich bleibende äussere Bedingungen vorausgesetzt), keine wesentlichen Veränderungen erleidet, und dass die spontanen Variationsbewegungen zu Stande kommen, indem die Expansionskraft in der einen Gelenkhälfte zunimmt, in der antagonistischen Hälfte aber eine entsprechende Abnahme erfährt. Jede Steigerung der Expansionskraft muss mit einer Wesseraufnahme der betreffenden Zellen, jede Verminderung der Expansionskraft mit einem Wasserverlust der Zellen verbunden sein, und somit ergiebt sich, dass in den Gelenken der oscillirenden Organe fortdauernd eine Wasserbewegung, die bald nach dieser, bald nach jener Seite hin gerichtet ist, erfolgt.

§ 52. Die durch Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse inducirten Variationsbewegungen. Es ist im vorigen Kapitel hervorgehoben worden, dass die ausgewachsenen Blätter vieler Pflanzen unter dem Einfluss wechselnder Beleuchtungsverhältnisse (und ebenso, wie hier noch zu betonen, in Folge von Temperaturschwankungen) Stellungsveränderungen erfahren. Mit Bezug auf die Ursachen dieser Phänomene kann ich mich kurz fassen, da dieselben in vieler Hinsicht mit jenen Ursachen identisch sind, welche in wachsenden und zu nyctitropischen Bewegungen befähigten Pflanzentheilen zu Geltung kommen (vergl. § 42).

Die gesammten Variationsbewegungen, welche durch Beleuchtungswechsel zu Stande kommen, beruhen auf Turgorveränderungen in den bewegungsfähigen Organen. Während aber bei dem Stattfinden der spontanen Variationsbewegungen die Biegungsfestigkeit der Blattgelenke keine Schwankungen erfährt, sind die in Rede stehenden Bewegungen nach Pfeffer's Untersuchungen mit einer bedeutenden Veränderung derselben verbunden. Verdunkelung der bewegungsfähigen Organe erhöht nämlich die Biegungsfestigkeit, die Steifheit und den Gesammtturgor derselben, während Beleuchtung im entgegengesetzten Sinne wirkt. Die Verdunkelung ruft in den reizbaren Organen eine Zunahme der Turgorausdehnung aller Zellen hervor, aber diese Zunahme macht sich, gerade wie bei den zu nyctitropischen Bewegungen befähigten wachsenden Pflanzentheilen, zunächst nur auf einer Seite der Organe und erst später auf der antagonistischen Seite geltend. Einer Schliessungsbewegung der reizbaren Blätter folgt daher immer eine Oeffnungsbewegung derselben, und ebenso kommen noch

---

[1]) Vergl. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. 1875. pag. 88.

Nachwirkungsphänomene zu Stande, die jenen im 42. Paragraph erwähnten sehr ähnlich sind.

§ 53. **Die durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen.**[1] Mit Bezug auf die Mechanik der interessanten durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen der Pflanzen sind namentlich die Blätter von *Mimosa pudica,* sowie die Staubfäden der Cynareen häufig als Untersuchungsobjecte verwandt worden, und da die gewonnenen Resultate ohne Zweifel im Wesentlichen zugleich Gültigkeit für anderweitige Pflanzentheile haben, so werde ich mich im Folgenden auf die Darstellung derjenigen Ergebnisse beschränken, zu denen man bei dem Studium der Ursachen der Variationsbewegungen jener genannten Pflanzentheile gelangt ist.

Fassen wir zunächst die Blätter von *Mimosa* in ihrem Verhalten näher ins Auge, so ist noch einmal zu betonen, dass die sämmtlichen Formen der Variationsbewegungen derselben nur unter Vermittelung besonderer Bewegungsorgane, der Gelenkpolster, zu Stande kommen. Für das Verständniss der Mechanik der durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Variationsbewegungen ist es aber von besonderer Wichtigkeit, diese Organe näher kennen zu lernen, und ich muss denselben daher zunächst einige Aufmerksamkeit widmen.

Das vollständig entwickelte, doppelt gefiederte Laubblatt der *Mimosa pudica* besteht aus einem 4—6 Centim. langen Stiel, welcher vorn die secundären Stiele trägt, denen die Blättchen ansitzen. Die sämmtlichen Theile des Laubblattes sind durch Bewegungsorgane unter einander verbunden, und zwar finden sich die Gelenkpolster, um die es sich hier handelt, sowohl an der Basis des Hauptblattstieles, der secundären Stiele, sowie der einzelnen Blättchen vor. Das Bewegungsorgan des Hauptblattstiels ist von fast cylindrischer Gestalt und besitzt eine Länge von 4—5, eine Dicke von 2—2,5 Millim.

Jedes Bewegungsorgan wird von einem axilen, wenig dehnbaren Fibrovasalstrang durchzogen. Dieser ist von einem relativ mächtig entwickelten Parenchymmantel umhüllt. Die Epidermis der Organe ist schwach entwickelt und spaltöffnungsfrei. Die rundlichen Zellen des Parenchyms umschliessen zumal in der Nähe des axilen Stranges grosse, luftführende Intercellularräume.

Erfahren die Blätter von *Mimosa* Erschütterungen, so treten die bereits oben erwähnten Phänomene ein. Der Hauptblattstiel senkt sich, die Einzelblättchen legen sich nach aufwärts zusammen. Will man die Erscheinungen, um die es sich hier handelt, specieller studiren, so darf man das Blatt

[1] Die wichtigste Literatur ist die folgende: Meyen, Neues System d. Pflanzenphysiologie, Bd. 3, pag. 516; E. Brücke, Müller's Archiv f. Annalen u. Physiologie, 1848, pag. 434, und Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1864, Bd. 50, 2. Abth.; Sachs, Handbuch d. Experimentalphysiologie u. Lehrbuch d. Botanik; Pfeffer, physiologische Untersuchungen. 1873.

nicht im Allgemeinen erschüttern, sondern man muss die einzelnen Theile desselben gesondert und vorsichtig berühren. Dabei zeigt sich, dass der Hauptblattstiel nur dann sofort Bewegungen ausführt, wenn die Unterseite seines Bewegungsorganes gereizt wird, während die Bewegung der Blättchen allein auf Reizung der Oberseite ihrer Gelenkpolster erfolgt. Uebrigens ist noch zu erwähnen, dass auch eine Fortleitung des Reizes in den Blättern beobachtet werden kann, denn die Reizung eines Blättchens ruft nicht nur die Bewegung eben dieses Pflanzentheils, sondern ebenso diejenige anderer Blättchen hervor.

In den Bewegungsorganen der Mimosenblätter besteht eine erhebliche Spannung. Der Parenchymmantel ist im Zustande activer Spannung begriffen, indem die Zellen desselben lebhaft Wasser anziehen, und daher stark turgesciren. Das Parenchym sucht den axilen Strang sowie die Epidermis zu dehnen, wird aber natürlich in seinem Ausdehnungsbestreben selbst durch diese Theile der Gelenkpolster wesentlich behindert. In Folge eines Reizes zieht sich nun das Parenchym auf der für Reiz empfindlichen Seite der Bewegungsorgane (also z. B. bei den Hauptblattstielen das Parenchym der Unterseite) zusammen, während sich die für Reize unmittelbar unempfindliche antagonistische Seite des Parenchyms ausdehnt. Das Bewegungsorgan wird demnach auf seiner für Reiz empfänglichen Seite stets concav, auf der entgegengesetzten aber convex, und dadurch wird die Form der Variationsbewegung der einzelnen Theile des Mimosenblattes bestimmt.

Es handelt sich nun vor allem um die Entscheidung der Frage, weshalb das Parenchym der reizbaren Seite der Gelenkpolster in Folge eines Reizes eine Verkürzung erfahrt, denn diese Verkürzung ist ohne Zweifel als die wesentlichste Ursache der in Rede stehenden Variationsbewegungen anzusehen. Dabei ist besonders zu betonen, dass die Reizbewegungen, obgleich dieselben schliesslich zu ganz ähnlichen Stellungsveränderungen der Blätter führen, wie dieselben auch durch Dunkelheit hervorgerufen werden, dennoch auf ganz anderem Wege wie diese letzteren zu Stande kommen. Lichtmangel führt ja zu einer Steigerung des Gesammtturgors der Zellen der Bewegungsorgane und erhöht deren Biegungsfestigkeit, während es von entscheidender Bedeutung ist, dass, wie Brücke in einer klassischen Abhandlung nachwies, Berührungen oder Erschütterungen die Biegungsfestigkeit und Steifheit der Gelenkpolster von *Mimosa* herabdrücken. Der genannte Forscher nimmt schon an, dass jede Berührung oder Erschütterung zu einem Wasseraustritt aus den Parenchymzellen der reizbaren Gelenkhälfte führt, und die Richtigkeit dieser Anschauung ist durch Pfeffer's werthvolle Arbeiten (vergl. namentlich physiologische Untersuchungen, pag. 32) durchaus sicher gestellt worden.

Wird der Blattstiel einer *Mimosa* durch einen scharfen Schnitt von dem Gelenk abgetrennt, und die Pflanze nun im dampfgesättigten Raume einige Zeit lang sich selbst überlassen, so beobachtet man, dass in Folge

eines Reizes, dem das Bewegungsorgan ausgesetzt wird, Wasser aus der Schnittfläche hervorschiesst.

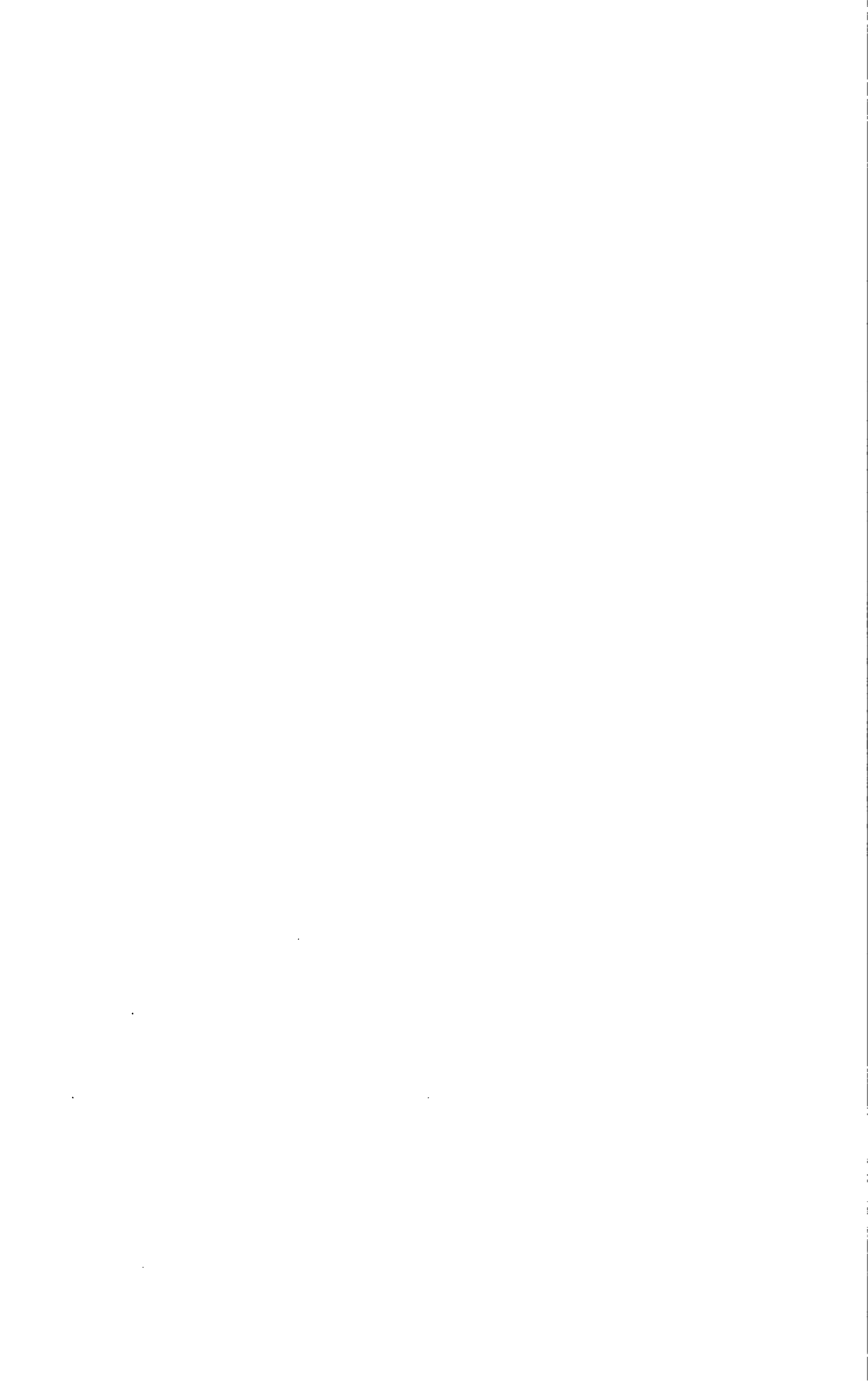
Es sind aber nur die Zellen der reizbaren Seite der Gelenke, welche das Wasser verlieren, und zwar wird die Flüssigkeit im unversehrten Blatt, nachdem dieselbe von den früher lufterfüllten Intercellularräumen der Parenchymschichten der Bewegungsorgane aufgenommen worden ist, in diesen fortgeleitet. Ein kleines Quantum des in Folge eines Reizes aus den Zellen des Parenchyms der Gelenke austretenden Wassers geht auch in das Gefässbündel über, wird in diesem fortgeleitet und veranlasst, wie Dutrochet sowie Pfeffer zeigten, die bereits erwähnte Fortleitung des Reizes von einer berührten Stelle des *Mimosa*-Blattes zu einer nicht direkt gereizten. Nach alledem ist also der auf Reiz erfolgende Wasserverlust des Parenchyms der empfindlichen Gelenkhälfte die Ursache der Variationsbewegung. Einige Zeit nach eingetretener Reizbewegung füllen sich die Zellen aufs Neue mit Wasser, und die Mimosenblätter nehmen wieder diejenige Stellung an, welche sie vor stattgehabtem Reiz zeigten.

Es ist klar, dass die Zellen des Parenchyms der für Berührung empfindlichen Seite der Bewegungsorgane der Blätter von *Mimosa* in Folge eines Reizes eine Verminderung ihrer Turgorausdehnung erfahren. Ob diese Herabsetzung der Turgorausdehnung ihre Entstehung aber einer durch die Reizwirkung unmittelbar hervorgebrachten Senkung der Turgorkraft oder einer Modification der Widerstandsfähigkeit der dehnbaren Zellschichten verdankt, konnte bis jetzt nicht mit Sicherheit ermittelt werden.

Was die Mechanik der Filamentbewegungen von Cynareen anbelangt, so kann ich mich mit Rücksicht auf die vorstehenden Darstellungen kurz fassen. Auch hier wird ein axiles Gefässbündel von einem Parenchymgewebe umgeben, und nach aussen folgt die Epidermis. Das Gefässbündel sowie die Epidermis sind negativ gespannt, während den Zellen des Parenchyms ein starkes Ausdehnungsbestreben eigenthümlich ist. Besondere Bewegungsorgane fehlen den Filamenten, vielmehr sind dieselben an allen Punkten fast gleich empfindlich für Reize. Sie contrahiren sich in Folge einer Berührung; es tritt eine bedeutende Verkürzung und Volumenveränderung des ganzen Pflanzentheiles ein, die auf eine Veränderung der Turgorausdehnung der Zellen des Parenchyms zurückgeführt werden müssen. Das die Zellen verlassende Wasser ergiesst sich in die zwischen den Zellen der Parenchymschicht vorhandenen Intercellularräume und kann bei der Wiederverlängerung der Filamente auf's Neue von den erwähnten Zellen aufgenommen werden.

Dritter Theil.

Physiologie der Fortpflanzung und der vegetativen Vermehrung.



Erster Abschnitt.

Die Fortpflanzung der Gewächse.

Erstes Kapitel.

Allgemeines über die geschlechtliche Fortpflanzung.

§ 1. Vorbemerkungen. 1. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird in allen Fällen durch die Vereinigung zweier Zellen vermittelt, von denen die eine als die weibliche Zelle (Eizelle), die andere als männliche Zelle aufzufassen ist. Jede dieser beiden Zellen ist allein für sich nicht entwickelungsfähig; ihre Vereinigung führt aber die Entstehung eines entwickelungsfähigen Produktes herbei.

Die weibliche Zelle verhält sich bei dem Zustandekommen des Befruchtungsaktes meistens völlig passiv, ja in der Regel verlässt dieselbe nicht einmal diejenige Zelle (Oogonium, Embryosack etc.), welche sie erzeugte.

Während die Beschaffenheit und Form der weiblichen Zellen der verschiedenartigsten Pflanzen relativ grosse Uebereinstimmung unter einander erkennen lassen, ist für die männlichen Zellen eine sehr erhebliche Gestaltmannigfaltigkeit charakteristisch. Man vergleiche nur die männlichen Sexualzellen der Conjugaten mit den rundlichen, schwärmsporenartigen männlichen Zellen anderer Algen oder mit den fadenförmigen Spermatozoiden der Characeen sowie Gefässkryptogamen und den Pollenzellen höherer Pflanzen. Bei dem Zustandekommen der Befruchtung bewegen sich die männlichen Zellen immer zu den weiblichen Zellen hin. In überaus zahlreichen Fällen zeigen die männlichen Zellen dabei eine active Bewegung (Algen, Muscineen, Gefässkryptogamen). Passiv (vom Wasser) bewegt werden dagegen die männlichen Sexualzellen der Florideen, und auch bei den Phanerogamen findet eine passive Uebertragung der Pollenzellen auf das Conceptionsorgan statt.

2. Die Untersuchungen über den Befruchtungsprocess, zumal diejenigen von Pringsheim und Strasburger, lassen keinen Zweifel darüber bestehen, dass sich der Einfluss der männlichen auf die weibliche Sexualzelle

keineswegs auf eine von jener ersteren auf diese letztere geltend gemachte Fernewirkung beschränkt, sondern dass vielmehr bei der Befruchtung eine wirkliche Vermischung der Substanz der männlichen und weiblichen Zelle erfolgt. Diese Thatsache tritt am aller klarsten bei dem Studium der Befruchtungsvorgänge der Conjugaten sowie anderer Algen hervor; sie lässt sich aber ebenso mit mehr oder minder grosser Sicherheit in anderen Fällen constatiren. Strasburger[1]) legt ferner mit Recht ein hohes Gewicht auf den Umstand, dass es die gleichwerthigen Theile der Sexualzellen sind, welche sich im Geschlechtsakte vereinigen. Bei der Copulation der schwärmenden Gameten von *Acetabularia* und in anderen Fällen verschmelzen die vorderen farblosen Stellen und die weiteren sich entsprechenden Theile der Sexualzellen mit einander. Ebenso findet bei der Conjugation der nicht schwärmenden Gameten von *Spirogyra* eine Durchdringung des Körnerplasma der beiden Zellen statt, und selbst die Chlorophyllmassen mischen sich mit einander. Es erfolgt auch bei der Befruchtung der Phanerogamen eine Verschmelzung des Eikernes mit der Kernsubstanz der männlichen Sexualzelle und eine Vermischung der Protoplasmamasse des Eies mit derjenigen der Pollenzelle.

3. Bei den ersten Organismen, welche überhaupt auf unserem Planeten entstanden, war die Sexualität gewiss noch nicht ausgebildet. Wir besitzen sogar noch heute eine Reihe von Pflanzenformen (Protophyten), welche sich nicht auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen vermögen. Allerdings ist nun der Geschlechtsakt, wenn derselbe überhaupt möglich, bei allen Pflanzen, ja bei allen Organismen, seinem innersten Wesen nach stets derselbe, indem er immer auf die Vereinigung einer männlichen mit einer weiblichen Zelle zurückgeführt werden kann; aber die Form, in welcher diese Vereinigung thatsächlich zu Stande kommt, erscheint äusserst mannigfaltig. Es lässt sich im Grossen und Ganzen sowie mit Bezug auf einzelne enger begrenzte Pflanzengruppen der Nachweis liefern, dass die Geschlechtsvorgänge mit fortschreitender Entwickelung der Gewächse eine allmählich fortgeschrittene Modification erfahren haben. Eine eingehende Begründung dieses Satzes kann hier nicht gegeben werden, und wenngleich einiges Detail in den folgenden Kapiteln dieses Abschnittes Erwähnung findet, so muss ich den Leser doch hauptsächlich auf solche Schriften verweisen, in denen die specielle Morphologie der Pflanzen behandelt wird.

Während es in der Regel leicht ist, die eine der sich geschlechtlich vereinigenden Zellen als die männliche, die andere als die weibliche zu erkennen, und ein Unterschied im Verhalten der beiden Sexualzellen selbst noch bei den meisten Conjugaten (also bei sehr niedrig entwickelten Pflanzenformen) constatirt werden kann, existiren andererseits Pflanzenformen, deren Sexualzellen sich nicht allein äusserlich völlig gleichen, sondern sich auch an dem Zustandekommen des Sexualaktes selbst anscheinend in der-

[1]) Vergl. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. pag. 75.

selben Weise betheiligen. Während sich bei *Spirogyra* die aus den Zellen des einen Fadens in diejenigen eines anderen Fadens übertretenden Protoplasmamassen durch ihre active Betheiligung am Befruchtungsprocess als männliche Zellen dokumentiren, verhalten sich bei andern Conjugaten beide Sexualzellen gleichartig. Die nicht schwärmenden Gameten von *Zygogonium* bewegen sich beide gegen einander und vereinigen sich auf halbem Wege in der Mitte des Copulationsraumes zur Zygote. In diesem Falle, aber ebenso in anderen Fällen, wo sich anscheinend durchaus nicht verschieden gestaltete schwärmende Gameten mit einander paaren, ist nicht anzugeben, welche Zelle als männlich, welche als weiblich angesehen werden muss. Aber trotzdem erscheint mit Bezug auf die erwähnten einfachsten Formen der Sexualität die Annahme erforderlich, dass zwischen den sich vereinigenden Zellen substantielle Differenzen vorhanden sind, wodurch der einen Zelle eben der Charakter eines männlichen, der anderen derjenige eines weiblichen Elements aufgeprägt wird, denn sonst wäre der doch an die Paarung der Gameten geknüpfte Erfolg der Befruchtung unverständlich. Und dass in der That eine innere Differenz zwischen den Sexualzellen vorhanden ist, selbst wo sich dieselben äusserlich nicht von einander unterscheiden lassen, geht z. B. aus den folgenden Beobachtungen Strasburger's [1]) hervor. Bei *Acetabularia* nehmen die sich paarenden, schwärmenden Gameten ihren Ursprung aus einer Dauerspore. Alle Schwärmer, mögen dieselben aus einer oder verschiedenen Sporen hervorgegangen sein, gleichen einander äusserlich durchaus, trotzdem paaren sich nur solche Gameten, welche nicht der männlichen Spore entstammen.

Wenngleich unzweifelhaft feststeht, dass im Allgemeinen mit steigender Gesammtentwickelung der Pflanzen zugleich auch die Form der Befruchtung eine Vervollkommnung erfährt, so muss hier wenigstens auf die für manche Pflanzen nachweisbare Rückbildung der Sexualorgane hingewiesen werden. Solche Reductionen, die sich bis zur völligen Apogamie steigern können, kommen bei höher oder niedriger organisirten Gewächsen vor, und ich erinnere hier an das Auftreten des Zeugungsverlustes bei der Coelebogyne, bei einigen Farnen und den Saprolegnieen.[2])

4. Die meisten Pflanzen (vielleicht mit Ausnahme einiger Phanerogamen, z. B. der Coniferen), bei denen das Geschlechtsleben mehr oder minder entwickelt ist, können sich nicht allein auf sexuellem, sondern zugleich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren. Man wird daher zu der Frage nach der Bedeutung der Sexualität gedrängt, und wenn man das soeben Gesagte in Erwägung zieht, so wird es in der That sehr wahrscheinlich, dass dieselbe nicht ausschliesslich in der Erzeugung neuer In-

---

[1]) Vergl. de Bary und Strasburger, Botan. Zeitung. 1877. pag. 749.

[2]) Mit Rücksicht auf die eigenthümlichen sexuellen Verhältnisse der Saprolegnieen vergl. de Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pilze, IV. Reihe. Weiteres über Apogamie vergl. bei Goebel, Grundzüge der Systematik, etc. pag. 109, 111, 230 u. 455.

dividuen gesucht werden darf, denn dieses Ziel könnte ja auch durch ungeschlechtliche Vermehrung erreicht werden.

Dagegen erscheint die Sexualität in einem ganz andern Licht, wenn man sie in einer Weise betrachtet, wie es von Sachs[1]) geschehen ist. Sehr vielen Gewächsen, zumal den Muscineen und Farnen etc. ist bekanntlich ein entwickelter Generationswechsel eigenthümlich. Es folgt auf eine erste, geschlechtliche Generation eine zweite, ungeschlechtliche, sporenerzeugende. Nun ist es auffällig, dass die Pflanzen dieser letzteren Generation eine weit höhere morphologische Ausbildung erfahren als diejenigen der ersteren, geschlechtlichen, und man braucht, um diese Thatsache so recht deutlich hervortreten zu lassen, z. B. nur das Prothallium der Farne mit den sporenerzeugenden Pflanzen derselben zu vergleichen. Solche Beobachtungen führen zu dem Satz, dass die Vereinigung der männlichen und weiblichen Zellen die Entwicklung eines histologisch und morphologisch höher organisirten Pflanzenkörpers bewirkt, und somit ist die Bedeutung der Sexualität nicht allein in der durch dieselbe bedingten Erzeugung neuer Individuen, sondern auch darin zu suchen, dass durch sie erst die allmählich eingetretene Vervollkommnung der Organismen möglich geworden ist. Ueberdies erscheint die geschlechtliche Fortpflanzung als eine Einrichtung von ausserordentlicher Wichtigkeit, wenn man bedenkt, dass durch sie eine Kreuzung der verschiedensten Individuen einer Art möglich wird. Eine derartige Kreuzung wirkt aber, wie weiter unten specieller gezeigt werden soll, sehr günstig auf die Pflanzen ein, während bei dem Fehlen der geschlechtlichen Fortpflanzungsfähigkeit der Gewächse und dem alleinigen Vorhandensein der vegetativen Vermehrung die Nachtheile der Inzucht gewiss häufig in ausgeprägtester Form hervortreten würden.

§ 2. Geschichtliche Notizen. Sachs hat in seiner Geschichte der Botanik die Entwicklung der Anschauungen über die Sexualität der Pflanzen, gestützt auf genaues Studium der Quellenschriften, eingehend dargestellt. Die mühevollen historischen Arbeiten von Sachs haben zu dem Ergebniss geführt, dass weder Aristoteles und Plinius, noch die Schriftsteller des Mittelalters eine klare Vorstellung über die Bedeutung des Sexualaktes für die Erzeugung keimfähiger Samen besassen.

Erst Camerarius (1691—1694) hat auf Grund geschickt durchgeführter Experimente die Ansicht ausgesprochen, dass die Bildung keimfähiger Samen ohne Mitwirkung des Blüthenstaubes nicht zu Stande komme, und das grosse Verdienst des genannten Naturforschers ist darin zu suchen, dass er die Frage, auf die es für ihn ankam, in inductiver Weise behandelte.

Ueberaus wichtig für die Weiterentwicklung der Sexualtheorie sind die Arbeiten Koelreuters geworden. Dieser bedeutende Mann hat schon die Ansicht ausgesprochen, dass die Befruchtung auf die Vermischung

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 877.

zweier verschiedener Materien zurückgeführt werden müsse, und dass bei der Bestäubung der Blüthen den Insekten eine grosse Wichtigkeit zukomme. Vor allem hat Koelreuter aber die ersten umfassenden Experimente über Bastardbildung im Pflanzenreich durchgeführt. Der geniale Konrad Sprengel hat dann in seinem Buche: „Das neu entdeckte Geheimniss der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen, 1793“ die Resultate ungemein sorgfältiger Beobachtungen über die Bestäubung der Blüthen durch Insekten niedergelegt und nachgewiesen, dass in der Natur die Selbstbefruchtung gewöhnlich vermieden wird.

Die glänzenden Beobachtungen des Camerarius, Koelreuters und Sprengels sind, nachdem sie gemacht worden waren, wenig gewürdigt. Sie geriethen sogar der Hauptsache nach wieder in Vergessenheit. Die Thatsache der Sexualität der Pflanzen ist sogar zu Beginn unseres Jahrhunderts noch mehrfach bezweifelt worden, aber als Gärtner (1849) sein Buch über Bastarderzeugung veröffentlicht hatte, war schliesslich an solche Zweifel nicht mehr zu denken.

Mit Bezug auf die Vorgänge bei der Befruchtung höherer Pflanzen hatte man früher angenommen, dass die auf die Narben gelangten Pollenkörner ein Oel ausschwitzten, welches als Befruchtungsstoff fungiren sollte. Durch Amicis Beobachtungen (1830) wurde aber namentlich festgestellt, dass die Pollenkörner einen Pollenschlauch zu bilden vermögen, der von diesem Forscher bis in die Mikropyle der Samenknospen verfolgt wurde. Schleiden bestätigte diese Angabe Amici's; er glaubte aber, dass der Embryo sich aus dem im Innern der Samenknospe anschwellenden Ende des Pollenschlauches bilde, während andererseits Amici (1846) die Entstehung des Embryo aus dem befruchteten Ei constatirte. Trotz heftiger Angriffe von Seiten Schleiden's und Schacht's wurde schliesslich, nachdem Mohl, Hofmeister sowie Radelkofer ihre bedeutungsvollen Arbeiten über die Befruchtungsvorgänge höherer Pflanzen publicirt hatten, die Richtigkeit der Ansichten Amici's allgemein anerkannt.

Auf die neueren Arbeiten über die Befruchtungsvorgänge komme ich im Laufe meiner Darstellungen zurück; es sei hier nur noch bemerkt, dass in neuerer Zeit auch die Befruchtungsvorgänge bei den Kryptogamen eingehend studirt worden sind, und zwar haben sich zumal Hofmeister, Thuret, Pringsheim, de Bary, Nägeli, sowie Cohn und Strasburger in dieser Hinsicht grosse Verdienste erworben.

§ 3. Die Geschlechtsreife der Pflanzen. Es giebt viele Pflanzen, die nur einmal in ihrem Leben Fortpflanzungsorgane, sei es auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege entstandene, erzeugen und hiermit ihr Leben abschliessen. Solche Pflanzen werden als monocarpische bezeichnet. Monocarpisch sind z. B. die Conjugaten, die Mycelien der meisten Mucorarten, die Prothallien der meisten Gefässkryptogamen und ebenso viele höhere Gewächse (viele Gräser, Hanf, Raps, Rüben, *Agave americana)*. Viele monocarpische Pflanzen sind einjährig;

bei anderen vertheilt sich der einmalige Entwicklungsgang auf zwei Vegetationsperioden, und bei noch anderen (z. B. der *Agave)* tritt die Geschlechtsreife erst nach Verlauf vieler Jahre ein. Im Gegensatz zu den monocarpischen, stehen die polycarpischen Gewächse, bei denen sich die Bildung der Fortpflanzungsorgane mehrfach, oft vielfach im Leben des Individuums wiederholt. Zu den polycarpischen Pflanzen gehören z. B. Fucus, die Sporenpflanzen der meisten Gefässkryptogamen, sowie die perennirenden höheren Gewächse, die Halbsträucher, Sträucher und die Bäume. Das Alter, welches polycarpische Pflanzen erreichen müssen, um überhaupt zum ersten Mal Geschlechtsorgane ausbilden zu können, ist für die verschiedenen Pflanzenarten ein sehr verschiedenes.

§ 4. Der Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung. Die vielfältigen Züchtungsversuche, welche sowohl mit Thieren als auch mit Pflanzen durchgeführt worden sind, haben übereinstimmend zu dem Resultate geführt, dass die Produkte, welche in Folge der Vereinigung nahe verwandter Sexualzellen entstehen, im Allgemeinen weniger geeignet sind, sich normal und kräftig zu entwickeln, als solche Produkte, die aus der Vermischung in geringerem Grade verwandter männlicher und weiblicher Zellen hervorgegangen sind.[1]) Wenn zwei Samen, die ein und demselben Pflanzenindividuum entstammen, neben einander zur Keimung gelangen, und wenn die resultirenden Pflanzenindividuen (a und b) ihre gesammte Entwicklung unter gleichen äusseren Bedingungen vollenden, so besteht offenbar zur Blüthezeit der beiden Gewächse ein relativ nahes verwandtschaftliches Verhältniss zwischen den Pollenzellen sowie Eizellen der einen Pflanze und denjenigen der zweiten. Nach dem zu Beginn dieses Paragraphen ausgesprochenen Satze muss somit angenommen werden, dass die Befruchtung der Pflanze a mit dem Pollen der Pflanze b, oder die Befruchtung der Pflanze b mit dem Pollen der Pflanze a einen weniger günstigen Erfolg haben wird, als die Befruchtung der Pflanzen a und b mit dem Pollen solcher Pflanzenindividuen derselben Species, die an andern Orten erwachsen sind und andere Eltern wie die Individuen a und b besessen haben. Thatsächlich treten die nachtheiligen Folgen der Vereinigung nahe verwandter Sexualzellen allerdings nicht immer sofort klar hervor; dass aber durch Inzucht (d. h. durch Paarung nahe verwandter Pflanzenindividuen einer Species), zumal dann, wenn sie längere Zeit hindurch fortgeführt wird, ein weniger günstiger Erfolg als durch Kreuzung (d. h. durch Paarung weniger nahe verwandter Pflanzenindividuen) erzielt wird, lehren zumal Darwin's[2]) bezügliche Experimente schlagend. Pflanzen von *Ipomoea* wurden z. B. neun auf einander folgende Generationen hindurch unter einander gepaart; sie

---

[1]) Ueber die nachtheiligen Folgen der Inzucht bei Thieren vergl. man Hensen in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. 6. Thl. 2. pag. 176.

[2]) Vergl. Darwin, Die Wirkung d. Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Deutsche Uebersetzung. Zusammenfassungen. pag. 418.

wurden dann zum Theil wieder unter einander gepaart und zu derselben Zeit mit einer Pflanze eines frischen Stammes, d. h. mit einer aus einem anderen Garten gebrachten, gekreuzt. Die Nachkommen dieser letzteren Kreuzung verhielten sich zu den unter einander gepaarten Pflanzen an Höhe wie 100 zu 78 und an Fruchtbarkeit wie 100 zu 51.

Der höchste Grad des verwandtschaftlichen Verhältnisses der männlichen mit den weiblichen Sexualzellen besteht natürlich zwischen dem Pollen sowie den Eizellen der nämlichen Blüthe. Es kann nun allerdings in vielen Fällen eine geschlechtliche Vereinigung der männlichen und weiblichen Elemente hermaphroditer Blüthen erfolgen, aber es ist von grossem physiologischem Interesse, dass eine solche Selbstbefruchtung häufig nachtheilige Folgen mit sich führt.

Darwin hat zur Feststellung dieses Satzes eine grosse Reihe schöner Versuche angestellt und die Resultate derselben in der soeben citirten Schrift niedergelegt. Der nachtheilige Erfolg der Selbstbefruchtung macht sich in der Regel nur in einer kümmerlichen Entwicklung des Geschlechtsproduktes geltend; bei einigen Orchideen (*Oncidium-* und *Notylia-*Arten etc.) hat aber die Uebertragung der Pollenmassen einer Blüthe auf die Narbenlappen der nämlichen Blüthe den Tod der Pflanzen zur Folge.[1]

Die Individuen mancher Pflanzen (Reseda, *Eschscholtzia* etc.) sind mit ihrem eigenen Pollen unfruchtbar (selbststeril), aber natürlich fruchtbar mit dem Pollen irgend eines anderen Individuums.[2] Im Gegensatz zu der Gruppe der hier zuletzt erwähnten Gewächse stehen vereinzelte Pflanzenarten, bei denen die Selbstbefruchtung regelmässig erfolgt. Selbstbefruchtung findet z. B. regelmässig statt bei *Ophrys apifera* und *Gymnadenia tridentata*. Besondere Erwähnung verdienen hier auch noch die Pflanzen mit cleistogamen Blüthen.[3]

Es giebt nämlich eine Reihe von Gewächsen, welche neben den offenen, gewöhnlichen Blüthen, kleine, geschlossene, knospenartige Blüthen mit reducirten oder ganz fehlenden Kronenblättern erzeugen. Diese cleistogamen Blüthen erzeugen keinen Nectar; sie hauchen keine Düfte aus, werden daher auch nicht von Insekten besucht, aber liefern dennoch nach erfolgter Selbstbefruchtung oft grosse Samenmengen. Cleistogame Blüthen kommen vor bei: *Oxalis acetosella, Impatiens noli tangere, Lamium amplexicaule, Viola odorata, Viola mirabilis* etc. Bei *Voardzeia* (vergl. Darwin's citirte Schrift, pag. 283) sollen nur die cleistogamen Blüthen fertil sein; die

---

[1]) Vergl. Fritz Müller, Botan. Zeitung. 1868. pag. 114.

[2]) Nach Rimpau (vergl. landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 6, pag. 1075) gehört auch der Roggen zu den selbststerilen Pflanzen. Es soll sich weder eine einzelne Blüthe selbst befruchten können, noch soll eine Befruchtung zwischen den verschiedenen Blüthen einer Aehre und den Blüthen verschiedener Aehren einer Pflanze möglich sein.

[3]) Vergl. Darwin, Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Deutsche Uebersetzung. pag. 268.

vollkommnen Blüthen dieser Pflanze sollen dagegen niemals Früchte liefern.[1])

Für die vereinzelt dastehenden Pflanzen, bei denen Selbstbefruchtung regelmässig und ausschliesslich stattfindet, kann natürlich die Regel, dass Befruchtung durch Kreuzung meist wohlthätig und Selbstbefruchtung schädlich ist, nicht gelten. Im Allgemeinen kommt aber in der That im Pflanzenreich das Streben zur Geltung, die Vereinigung nahe verwandter Sexualzellen (d. h. solcher, die in ein und derselben Blüthe, in verschiedenen Blüthen eines und desselben Individuums oder auf verschiedenen, unter gleichen äusseren Bedingungen erwachsenen Individuen entstanden sind) unmöglich zu machen, oder die Kreuzung doch in hohem Grade zu erleichtern. Die Mittel, welche angewandt werden, um dieses Ziel zu erreichen, sind mannigfaltiger Natur.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen werden keineswegs immer auf ein und demselben Individuum erzeugt, sondern ein Individuum erzeugt häufig nur männliche, ein anderes nur weibliche Sexualzellen. Solche Gewächse werden als dioecische bezeichnet (*Spirogyra*, *Marchantia*, *Taxus*, *Salix*, *Cannabis* etc.). Bekannt ist ferner, dass viele Pflanzen, deren Sexualzellen allerdings auf ein und demselben Individuum entstehen, keine hermaphroditen Blüthen besitzen, sondern dass vielmehr in gewissen Blüthen nur männliche, in anderen ausschliesslich weibliche Geschlechtszellen gebildet werden (monoecische Pflanzen). Wenn endlich auf demselben Individuum eingeschlechtige (diklinische) Blüthen und zugleich hermaphrodite Blüthen vorkommen, so heisst die Pflanze polygam.

Mit Bezug auf die Pflanzen, welche hermaphrodite Blüthen besitzen, ist es unter Berücksichtigung der oben besprochenen Verhältnisse von grosser Wichtigkeit, dass die Natur die wunderbarsten Mittel in Anwendung bringt, um die Vereinigung nahe verwandter Sexualzellen möglichst zu verhüten. Zunächst ist hier auf die Dichogamie vieler Pflanzen hinzuweisen. Das Wesen derselben besteht darin, dass die Geschlechtsorgane innerhalb derselben hermaphroditen Blüthe nicht zur nämlichen Zeit zur vollen Entwickelung gelangen und daher auch nicht zusammen functioniren können. Protandrische Dichogamen sind solche, deren Antheren sich zu einer Zeit öffnen, wo die Narben derselben Blüthe noch nicht empfängnissfähig sind (*Geranium*, *Malva*, Umbelliferen, Compositen). Bei den protandrischen Dichogamen ist also die Vereinigung der Sexualzellen derselben Blüthe ausgeschlossen; die Pollenkörner müssen auf die Narben solcher Blüthen übertragen werden, welche bereits weiter in ihrer Entwickelung fortgeschritten sind, wenn ein Befruchtungsakt erfolgen soll. Es existiren andererseits protogynische Dichogamen (*Luzula pilosa*, *Anthoxanthum*

---

[1]) Uebrigens ist hier zu bemerken, dass bei solchen Pflanzen, welche neben den cleistogamen Blüthen zugleich vollkommene Blüthen besitzen, die, wie es gewöhnlich der Fall, durchaus functionsfähig sind, eine Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen keineswegs ausgeschlossen ist.

odoratum, *Scrophularia nodosa* etc.). Die Narben sind bereits zu einer Zeit empfängnissfähig, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht völlig zur Entwickelung gelangt und sich noch nicht öffnen können.

Bei manchen Pflanzen mit hermaphroditen Blüthen (*Canna indica*, vielen Fumeriaceen, *Linum usitatissimum*) ist allerdings die Vermischung der Sexualzellen derselben Blüthe möglich, und sie wirkt auch befruchtend, aber da die Blüthen von Insekten besucht werden, so ist wenigstens die Kreuzung zwischen verschiedenen Pflanzen nicht ausgeschlossen.

Bei anderen Pflanzen, deren Geschlechtsorgane, ebenso wie diejenigen der zuletzt erwähnten Gewächse, zur nämlichen Zeit reifen, sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche verhindern, dass der Pollen einer Blüthe auf die Narbe derselben Blüthe gelangt. Es muss der Pollen von Insekten auf andere Blüthen übertragen werden (viele Orchideen, *Viola*).

Ein sehr merkwürdiges Mittel zur Verhütung der Selbstbefruchtung hermaphroditer Blüthen ist in der Heterostylie gegeben. Dieselbe tritt in verschiedenen Formen auf, und es ist hier zunächst auf den Dimorphismus (*Linum*-Arten, Primulaceen) hinzuweisen. Bei dimorphen Pflanzen bildet ein Individuum nur Blüthen mit langen Griffeln (hochstehenden Narben) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), während andere Individuen ausschliesslich Blüthen mit kurzen Griffeln und langen Filamenten erzeugen. Dieselbe Pflanzenspecies ist also im Stande, verschiedene Blüthenformen (makrostyle und mikrostyle Blüthen) zur Entwickelung zu bringen. Es hat sich nun durch oft wiederholte Untersuchungen das wunderbare Resultat herausgestellt, dass bei den dimorphen Pflanzen nur dann eine Befruchtung möglich oder doch wenigstens nur dann vom besten Erfolge begleitet ist, wenn der Pollen einer makrostylen Blüthe auf die mikrostyle Narbe einer anderen Pflanze, oder wenn der Pollen einer mikrostylen Blüthe auf die makrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird.[1])

Es giebt endlich auch heterostyle trimorphe Pflanzen (*Oxalis*-Arten, *Lythrum Salicaria*), bei denen dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen verschiedener Exemplare derselben Species auftreten.[2])

Schliesslich ist hier noch darauf hinzuweisen, dass die thatsächliche Vereinigung der Sexualzellen, die nicht unmittelbar neben einander entstanden sind, keineswegs immer in derselben Weise herbeigeführt wird. Manche Sexualzellen sind activ beweglich (schwärmende Gameten), während andere nur passiv durch Wasserströmungen, Luftströmungen oder durch Thiere

---

[1]) Vergl. Darwin, Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art 1877.

[2]) Vergl. Hildebrand, Botan. Zeitung, 1871, pag. 415 und Darwin's soeben citirte Schrift.

(zumal Insekten) translocirt werden. Ich komme auf diese Verhältnisse weiter unten zurück.

§ 5. Die Entstehung des Geschlechts. Mit Bezug auf die Entstehung des Geschlechts bei Thieren sind sehr verschiedene Hypothesen aufgestellt worden,[1]) während die nämliche Frage mit Rücksicht auf die Pflanzen nur selten discutirt worden ist. Bei den dioecischen Gewächsen haben wir bekanntlich einerseits männliche, andererseits weibliche Individuen zu unterscheiden, und man kann sich die Frage vorlegen, ob diese Geschlechtsverschiedenheit schon von vornherein, d. h. vor oder bei der Befruchtung der Eizellen, aus denen die Embryonen und schliesslich die entwickelten Pflanzen hervorgehen, angelegt wird, oder ob dieselbe zugleich oder allein als Folge der äusseren Bedingungen, unter denen sich die Pflanzen nachträglich entwickeln, aufgefasst werden muss. Es ist z. B. bekannt, dass Hanfpflanzen, die sich unter ganz gleichen Umständen ausbilden, dennoch verschiedenen Geschlechts sind, und somit darf wenigstens auf eine ursprüngliche Geschlechtsverschiedenheit der Embryonen in dem noch ruhenden Samen geschlossen werden. Andererseits verdient die Angabe Haberlandts[2]) einige Beachtung, dass bei der Cultur von Hanfpflanzen in einem mit Nährstoffen stark versetzten Boden vorwiegend weibliche Individuen entstehen. Uebrigens bedarf die dunkele Frage nach der Entstehung des Geschlechtes bei den Pflanzen einer eingehenden experimentellen Bearbeitung.[3])

§ 6. Die Parthenogenesis.[4]) Während die Parthenogenesis im Thierreich ziemlich verbreitet ist, kommt dieselbe im Pflanzenreich nur selten vor. Man hat allerdings früher geglaubt, dass eine parthenogenetische Entwickelung der Eizelle auch bei den Gewächsen häufiger stattfinde; indessen durch eindringendes Studium der Verhältnisse haben sich die Ansichten über die in Rede stehenden Phänomene gerade in neuerer Zeit ganz wesentlich geändert.

Bei der merkwürdigen *Coelebogyne ilicifolia* entwickeln sich allerdings ohne jede vorausgegangene Befruchtung keimfähige Samen, aber trotzdem liegt hier ein Fall parthenogenetischer Entwickelung der Eizellen nicht vor, denn Strasburger hat den Nachweis geliefert, dass die Embryonen in den Samen nicht aus einer unbefruchteten Eizelle entstehen, sondern als Adventivbildungen, die aus bestimmten Zellen des Nucellargewebes hervorgehen, aufzufassen sind.

---

[1]) Vergl. Hensen, Physiologie d. Zeugung in Hermanus Handbuch der Physiologie, Bd. 6, Th. 2, pag. 203.

[2]) Vergl. Haberlandt, Fühling's landwirthsch. Zeitung. Bd. 23. pag. 920.

[3]) Mit Rücksicht auf die in Rede stehende Frage vergl. auch Prantl, Botanische Zeitung. 1881. pag. 770.

[4]) Literatur: Regel, Mémoires de l'académie imp. d. St. Pétersbourg, 7. Sér., T. 1, Nr. 2; Braun, Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandlungen d. Akadem. d. Wissensch. zu Berlin, 1856; Pringsheim, Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 9, pag. 191; Strasburger, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch., Bd. 12, pag. 647.

Thatsächlich ist dagegen eine parthenogenetische Entwickelung der Eizelle, d. h. eine normale Ausbildung derselben ohne vorausgegangene Befruchtung, bei der *Chara crinita*, die auch in Deutschland in salzigen Seen und Sümpfen vorkommt, sowie bei einigen Saprolegnieen beobachtet worden.

Zweites Kapitel.
Die Sexualität der Kryptogamen.

§ 7. Die Thallophyten. Die nachfolgenden Darstellungen haben nur den Zweck, den Leser auf einige typische Fälle der Befruchtung hinzuweisen; keineswegs kann es sich hier aber darum handeln, eine detaillirte Beschreibung der sexuellen Vorgänge zu geben.

In sehr einfacher Weise findet die Befruchtung bei den Mucorineen, z. B. *Mucor Mucedo*, statt. Zwei Myceliumfäden treiben einander kurze Aeste entgegen, und wenn dieselben sich innig berühren, wird das Ende eines jeden Astes durch eine Querwand abgegliedert. Die Copulationszellen schwellen an, ihre Berührungswände werden resorbirt, und es erfolgt schliesslich die Vereinigung der vorher getrennten Plasmamassen. Die gebildete Zygote umgiebt sich endlich mit einer derben Membran. Ebenso beruht die sexuelle Fortpflanzung der Conjugaten auf einer Copulation nicht schwärmender Gameten. Bei *Spirogyra* z. B. legen sich die geschlechtsreifen Fäden neben einander, es erfolgt zwischen je zwei Zellen die Bildung eines Copulationskanals, und die Befruchtung selbst wird unter Contractionserscheinungen der Gameten vollzogen. Strasburger hat, wie bereits an anderer Stelle betont worden ist, mit besonderem Nachdruck darauf aufmerksam gemacht, dass bei dem Zustandekommen der Vereinigung der Sexualzellen überhaupt, stets eine Copulation der gleichwerthigen Theile derselben zu Stande kommt, und die Richtigkeit dieses für die Theorie der Sexualität sehr wichtigen Satzes lässt sich namentlich bei dem Befruchtungsvorgange der Spirogyren schön demonstriren. Die Hautschicht der männlichen Zellen vereinigt sich mit der Hautschicht der weiblichen; ebenso erfolgt eine Verschmelzung des Körnerplasma sowie der Chlorophyllmassen beider Zellen, und es ist auch sicher, dass die Kernsubstanz beider Gameten sich vereinigt. Es erfolgt allerdings vor vollendeter Copulation eine Auflösung der Gametenzellkerne, aber in der Zygote tritt später wieder ein Zellkern auf. Durch Copulation äusserlich gleichartig erscheinender Gameten findet ebenfalls die sexuelle Fortpflanzung der bekannten *Panderina Morum* statt. Aber die Gameten dieser Alge sind Schwärmer, und Pringsheim[1]) hat hier das erste Beispiel der Paarung von Schwärmzellen constatirt. Ebenso unterscheiden sich die sich zur

---

[1]) Vergl. Pringsheim, Monatsber. der Akad. der Wissensch. zu Berlin. 1869. Oktoberheft.

Zygote vereinigenden schwärmenden Gameten von *Ulothrix* äusserlich nicht von einander.

Viel complicirter als in den erwähnten Fällen gestalten sich die sexuellen Verhältnisse z. B. schon bei *Zanardinia collaris*. Der Thallus dieser Alge erzeugt Oogamien und Antheridien. In den ersteren werden die weiblichen Sexualzellen in Gestalt von Schwärmern gebildet. Die männlichen Zellen, welche aber viel kleiner als die weiblichen sind, entstehen in den Antheridien und werden aus diesen entlassen. Die weiblichen Zellen schwärmen einige Zeit lang im Wasser umher, setzen sich dann zur Ruhe, werfen ihre Cilien ab und werden alsdann von den männlichen Zellen (Spermatozoiden) befruchtet. Aehnlich sind die Erscheinungen bei den Fucaceen, aber mit dem Unterschiede, dass die aus den Oogonien austretenden Eizellen von vornherein unbeweglich erscheinen, während die mit Cilien versehenen Spermatozoiden im Wasser umher zu schwärmen vermögen, wie diejenigen von *Zanardinia*.

Eine wesentliche Modification in der Form der Befruchtung macht sich bei solchen Pflanzen geltend, bei denen die Eizellen die Oogonien nicht mehr verlassen, sondern in diesen letzteren ruhend, von den männlichen Zellen befruchtet werden. Bei *Oedogonium* und *Vaucheria* dringen die aus den Antheridien entlassenen schwärmenden männlichen Zellen in die geöffneten Organe ein und bewirken die Befruchtung, während sich bei den Peronosporeen die Antheridien den Oogonien anlegen, um den Sexualact zu vollziehen. Hier ist auch noch auf die Befruchtungsvorgänge der Characeen hinzuweisen, bei denen der Geschlechtsapparat allerdings schon eine ausserordentlich weitgehende Entwicklung erfahren hat. Die Spermatozoiden besitzen an ihrem vorderen Ende zwei Cilien und zeigen eigenthümlich, spiralig gewundene Gestalt. Sie dringen in das Oogonium ein und befruchten das Ei.

Sehr merkwürdig gestalten sich endlieh die sexuellen Vorgänge bei den Florideen und den Ascomyceten. Der Modus der Befruchtung und Fruchtbildung bei jenen chlorophyllhaltigen und manchen dieser chlorophyllfreien Thallophyten zeigt viele Analogien und mit Bezug auf die Florideen ist zunächst in aller Kürze das Folgende zu bemerken. Die weiblichen Geschlechtsorgane, die Procarpien, bestehen aus dem Empfängnissapparat und dem Fruchtbildungsapparat, dem *Carpogon*. Den wesentlichen Theil des ersteren stellt das *Trichogyn* dar. An dieses setzen sich die männlichen Geschlechtszellen, die Spermatien, an, verwachsen mit demselben, und, indem die trennenden Membranen resorbirt werden, erfolgt eine Vermischung des Plasma der weiblichen Zelle mit demjenigen der Spermatien. Dieser Befruchtungsact hat nun zur Folge, dass das *Carpogon* zu einem Zellencomplex auswächst, und in diesem Fruchtkörper werden die Fortpflanzungszellen, die Carposporen, gebildet. Das Trichogyn stirbt bald, nachdem es functionirt hat, ab.[1])

---

[1]) Sehr wichtige Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei den Florideen

Die grösste Aehnlichkeit mit dem Befruchtungsmodus der Florideen zeigt derjenige jener Ascomyceten, welche einen so wichtigen Bestandtheil des Thallus der Flechten ausmachen. Es erfolgt auch hier in Folge des Sexualactes die Bildung eines complicirt gebauten Fruchtkörpers. Die Spermatien haften an dem Trichogyn des weiblichen Organs, und in Folge der eingetretenen Befruchtung wird die Entwicklung des Ascogons und benachbarter Hyphen zum Fruchtkörper vermittelt.[1])

Nach alledem unterliegt es keinem Zweifel, dass die geschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten mit fortschreitender Entwicklung der Organismen im Allgemeinen eine stets complicirte werdende Form angenommen hat, und dass die typischen Formen der sexuellen Fortpflanzung durch leise Uebergangsformen mit einander verbunden sind. Bei den Thallophyten mit Zygosporenbildung steht die Sexualität auf der denkbar niedrigsten Stufe. Das männliche und weibliche Element einer Pflanzenart haben gleichartige Beschaffenheit, und bei *Ulothrix* ist z. B. die Geschlechtsdifferenz noch so wenig ausgeprägt, dass die Gameten, welche sich allerdings zur Zygotenbildung vereinigen können, auch ohne Copulation zu keimen vermögen. Die Thallophyten mit Oosporenbildung stehen hinsichtlich ihrer Sexualität auf einer höheren Entwicklungsstufe als diejenigen mit Zygosporenbildung. Die Oosporen entstehen durch geschlechtliche Vereinigung der in den Antheridien und Oogonien erzeugten männlichen, resp. weiblichen Zellen, die einander aber nicht mehr gleichen, sondern mit Rücksicht auf ihr Aussehen sowie ihr Verhalten beim Sexualact grosse Verschiedenartigkeit erkennen lassen. Am verwickelsten gestalten sich die geschlechtlichen Vorgänge bei denjenigen Thallophyten, welche, wie z. B. die Florideen, in Folge der Befruchtung zur Bildung von eigenthümlich gestalteten Sporenfrüchten veranlasst werden.

§ 8. Die Muscineen und Gefässkryptogamen. Die Spermatozoiden der Muscineen, welche schraubig gewundene, mit zwei Cilien am vorderen Ende versehene Zellen darstellen, werden in den Antheridien erzeugt. Wenn die Wände der Spermatozoidenmutterzellen bei Wasserzutritt mehr und mehr aufquellen, so können die Zellen am Scheitel des Antheridium auseinander gedrängt werden, und es kommt auf diese Weise der Austritt der Spermatozoidenmutterzellen aus den Antheridien zu Stande.

Die Archegonien der Muscineen bestehen aus einem Bauch- und aus einem Halstheil.

Die centrale Zelle des Bauchtheils des Archegoniums wird, nachdem sie die Bauchkanalzelle abgegliedert hat,[2]) zur Eizelle. Die axile Zellenreihe, welche den Halstheil durchzieht, und aus den Halskanalzellen

---

hat kürzlich Schmitz veröffentlicht. Vergl. Sitzungsbericht d. Akademie d. Wissensch. zu Berlin, 1883.

[1]) Specielles über die Befruchtungsvorgänge bei den Flechten vergl. Stahl, Beiträge zur Kenntniss der Flechten. 1877.

[2]) Diese Bauchkanalzelle kann als Richtungskörper gedeutet werden. Vergleiche übrigens Specielleres bei Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena

zusammengesetzt ist, unterliegt zur Reifezeit der Archegonien einem Verschleimungsprocess. Die quellenden Schleimmassen üben einen Druck auf die an der Spitze des Archegoniums vorhandenen Deckelzellen aus und drängen dieselben auseinander, während der Schleim hervorquillt.

Bei dem Zustandekommen der Befruchtungsvorgänge der Muscineen spielt das Wasser eine grosse Rolle. Dasselbe ist schon für die Entleerung der Antheridien sowie für den Vorgang des Oeffnens der Archegonien von Wichtigkeit, aber die Gegenwart des Wassers kann auch fernerhin nicht entbehrt werden. Die in Contact mit Wasser befindlichen Spermatozoidenmutterzellen entlassen die männlichen Geschlechtszellen, welche nun einen mehr oder minder weiten Weg zurückzulegen haben, bis sie in die unmittelbare Nähe der weiblichen Geschlechtsorgane gelangen. Die aus den Archegonien ausgetretenen Schleimmassen haben sich im Wasser vertheilt: sie dienen zum Einfangen der Spermatozoiden, welche endlich in den geöffneten Kanal der Archegonien eintreten und bis zu dem als nackte Primordialzelle daliegenden Ei vordringen. Die Eizelle besitzt an ihrem oberen Ende einen helleren Fleck, den Befruchtungsfleck; hier trifft das befruchtende Spermatozoid auf das Ei und verschmilzt mit demselben.[1])

Die Sporen entstehen in der Kapsel des in Folge der Befruchtung zur Entwickelung gelangenden Sporogoniums. Die Membran der Sporen besteht aus zwei Schichten, einer äusseren, cuticularisirten, dem Exosporium, und einer inneren, dem Endosporium. Das Aufspringen der gereiften Kapseln erfolgt in mannigfaltiger Weise; entweder reisst die Kapsel in vier Klappen auf, oder es wird ein besonders gebauter Kapseldeckel abgeworfen etc.[2]) Für die meisten Lebermoose ist es noch charakteristisch, dass in der Kapsel derselben neben den Sporen sogen. Schleuderzellen, Elateren, gebildet werden. Es sind dies Zellen, die mit ring- oder spiralförmigen, nach innen vorspringenden Wandverdickungen versehen sind, und deren Function darin besteht, das Ausstreuen der reifen Sporenmassen zu erleichtern. Die Sporen können, wenn sie aus den Kapseln hervortreten, da sie ein sehr geringes Gewicht besitzen, unter Vermittelung der Luftströmungen weit verbreitet werden

Bei den isosporen Equisetaceen, Lycopodiaceen und Farnen sind die Sporen von gleichartiger Beschaffenheit, während die heterosporen Rhizocarpeen, Selaginellen und Isoeten Mikro- sowie Makrosporen bilden. Die Sporen werden stets in den Sporangien erzeugt. Für das Aufspringen der Sporangien, und also auch für den Austritt der Sporen, ist in vielen Fällen das Vorhandensein eigenthümlich ausgebildeter, stark verdickter Zellen oder

---

1878, pag. 78. Als Richtungskörper sind allgemein solche Zellen aufzufassen, die sich vor erfolgter Befruchtung von den weiblichen Sexualzellen abgliedern.

[1]) Vergl. Strasburger in Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. 7, pag. 409 und Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878, pag. 12.

[2]) Specielle Darstellungen über das Oeffnen der Muscineenkapseln vergl. man bei Göbel, in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. 2. pag. 355, 395 u. 398.

Zellengruppen der Sporangienwand von Bedeutung. Diese Zellen, welche den Ring *(annulus)* der Sporangien bilden, ziehen sich beim Austrocknen stark zusammen; sie bewirken auf diese Weise das Zerreissen der Sporangienwand und das Ausstreuen der Sporen. Merkwürdig sind die Vorgänge, welche bei der Entleerung der Mikro- und Makrosporen aus den sehr festen Fruchtgehäusen der Marsiliaceen zur Geltung kommen.

Aus den Sporen geht die geschlechtliche Generation der Gefässkryptogamen hervor, und mit Bezug auf die Befruchtungsvorgänge derselben ist hier wenig zu bemerken, da sie im Allgemeinen in ganz ähnlicher Weise wie diejenigen der Muscineen zu Stande kommen. Strasburger[1]) hat namentlich den Modus der Befruchtung bei den Farnen in ausgezeichnet gründlicher Weise untersucht und dargethan, dass auch bei dem Zustandekommen des Sexualacts dieser Pflanzen das Wasser eine grosse Rolle spielt. Die Spermatozoiden werden zunächst bis vor die Mündung der geöffneten Archegonien geführt und treten darauf in dieselben ein. Sie gelangen unter Beihülfe des durch Desorganisation der Canalzellen entstandenen Schleimes bis zu den Eizellen, welche mit einem Empfängnissfleck versehen sind. Endlich erfolgt die Copulation einer Eizelle und eines Spermatozoides. Aus der befruchteten Eizelle geht die ungeschlechtliche, sporentragende Generation der Gefässkryptogamen hervor.

Ein Rückblick auf das in den beiden letzten Paragraphen Gesagte lässt deutlich erkennen, dass mit fortschreitender Entwicklung der Kryptogamen der Generationswechsel eine immer grössere Bedeutung gewonnen hat. Bei den Pflanzen mit Zygo- und Oosporenbildung kann von einem eigentlichen Generationswechsel noch kaum die Rede sein. Derselbe tritt aber schon recht deutlich bei den Thallophyten mit Sporenfruchtbildung hervor und erreicht seine höchste Ausbildung in der Gruppe der Muscineen und Gefässkryptogamen. Bei den Phanerogamen erlischt der Generationswechsel wieder; die Vorgänge im Embryosack und in den Pollenkörnern der Phanerogamen lassen aber dennoch deutliche Beziehungen dieser Gewächse zu den höheren Kryptogamen erkennen.

Drittes Kapitel.

Die Sexualität der Phanerogamen.

§ 9. Die Gymnospermen.[2]) Im Embryosack der Gymnospermen erfolgt bekanntlich die Endospermenbildung vor eingetretener Befruchtung. Die Archegonien, welche gewöhnlich erst nach stattgehabter Bestäubung zur völligen Ausbildung gelangen, bestehen aus einem Hals, der von einer

[1]) Vergl. Strasburger, Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 7. pag. 390.

[2]) Ueber die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen vergl. man Strasburger, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. 6; über Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878; die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena 1879.

oder wenigen kleinen Zellen gebildet wird, und einer grossen Centralzelle, der Eizelle. Diese letztere gliedert, gerade wie die entsprechende Zelle der Archegonien der höheren Kryptogamen, vor der Befruchtung eine Bauchkanalzelle ab. Die Pollenkörner der Gymnospermen sind mehrzellig.

Die Pollenmassen, welche von den Coniferen erzeugt werden, sind ungemein grosse. Diese massenhafte Pollenproduction ist aber erforderlich, denn ohne dieselben würden die von vielen Zufälligkeiten abhängigen Befruchtungsvorgänge nicht in ausreichendem Umfange zu Stande kommen können. Die Bestäubung erfolgt unter Vermittelung von Luftströmungen.[1]) An der Integumentmündung der Samenknospen werden Flüssigkeitstropfen ausgeschieden, welche den Pollen festhalten. Die Pollenkörner keimen nun, aber wenn die Pollenschläuche eine kurze Strecke in das Gewebe des Nucellus hineingewachsen sind, folgt für dieselben zunächst eine Ruheperiode. Diese letztere dauert bei Coniferen mit einjähriger Samenreife einige Wochen, bei solchen mit zweijähriger Samenreife ungefähr ein Jahr. Die Pollenschläuche erreichen die Archegonien bei *Taxus baccata* z. B. Ende Mai des ersten, bei *Pinus sylvestris* Anfang Juni des zweiten Jahres. Es ist merkwürdig, dass bei den Cupressineen ein einziges Pollenkorn für die Befruchtung der ganzen Archegoniengruppe genügt; der Pollenschlauch desselben treibt an seinem Ende aber natürlich für jedes einzelne Archegonium einen besonderen Befruchtungsschlauch. Dagegen ist bei den Taxineen und Abietineen für jedes Archegonium ein Pollenkorn erforderlich. Die Erscheinungen, welche sich endlich geltend machen, wenn die Pollenschläuche bis zu den Archegonien vorgedrungen, sind mannigfaltiger Natur; ich muss mich hier aber auf die Bemerkung beschränken, dass der Pollenschlauch allmählich unter mehr oder minder weitgehender Desorganisation und Verschleimung der Kanalzellen bis zu der Eizelle vorrückt, und dass dann die Copulation der Plasmamassen der männlichen und weiblichen Zellen erfolgt.

§ 10. Die Angiospermen. Die bahnbrechenden Untersuchungen Strasburger's (vergl. dessen bereits mehrfach citirte Schriften und botanische Zeitung, 1879, Nr. 17) haben bekanntlich zu dem Resultat geführt, dass sich der Kern des Embryosacks der Angiospermen lange vor der Befruchtung theilt, und dass einer der neu entstandenen Kerne der Basis, der andere dem Scheitel des Embryosacks zugeführt wird. Es finden alsdann erneute Kerntheilungen statt, so dass endlich je vier Kerne am Scheitel sowie an der Basis des Embryosacks liegen. Ein Kern aus dem oberen und ein Kern aus dem unteren Theile des Embryosacks nähern sich nun einander und verschmelzen mit einander, einen neuen Embryosackkern bildend. Die drei Kerne an der Spitze sowie diejenigen an der Basis des

[1]) Die Pollenkörner der Gymnospermen besitzen eine Exine sowie Intine; erstere ist häufig mit blasigen Auftreibungen versehen, welche als Flugapparate von Bedeutung erscheinen.

Embryosackes umgeben sich mit Plasmamassen, so dass also drei Zellen im unteren und drei im oberen Theil desselben vorhanden sind.[1] Die drei Zellen an der Basis des Embryosacks werden als Gegenfüsslerinnen oder Antipoden bezeichnet. Von den drei Zellen im Embryosackscheitel, dem Eiapparat, stellt nur die eine, etwas tiefer liegende die Eizelle dar; die beiden anderen, Gehilfinnen oder Synergiden genannt, haben nur die Befruchtung des Eies zu vermitteln. Ein Fadenapparat ist nur bei einigen Gewächsen vorhanden.[2]

Die männlichen Sexualzellen der Angiospermen werden gerade so wie diejenigen der Gymospermen als Pollenzellen bezeichnet. Das Oeffnen der Antheren kommt dadurch zu Stande, dass sich in Folge des Austrocknens derselben bei der Reife zwischen der Antherenepidermis und der Faserzellenschicht der Antherenwand Spannungen geltend machen, die ein Zerreissen der schwächsten Wandstellen herbeiführen. In der Regel öffnen sich die Antheren mit einem Längsriss. In einigen Fällen (*Solanum*, Ericaceen) bildet sich beim Oeffnen der Antheren ein kurzer Riss oder ein Loch am Scheitel derselben.[3]

Es ist angeführt worden, dass die Pollenkörner der Gymospermen sehr leicht als mehrzellige Gebilde erkannt werden können. Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Strasburger und Elfving[4] haben nun neuerdings ebenfalls die mehrzellige Natur der Pollenkörner der Angiospermen festgestellt. Die Pollenkörner der Mono- sowie Dicotyledonen enthalten zwei Zellkerne, die, wenn die Körner ein gewisses Entwickelungsstadium erreicht haben, von Protoplasmamassen umgeben und durch eine protoplasmatische Hautschicht von einander getrennt sind. Zur Bildung einer aus Cellulose bestehenden Wand zwischen den beiden Zellen kommt es nur in seltenen Fällen. Die beiden Zellen der Pollenkörner sind übrigens nicht gleichwerthig. Die eine ist kleiner als die andere, und diese kleinere ist als vegetative Zelle aufzufassen.

Die Membran der Pollenkörner differenzirt sich in zwei Lamellen. Die äussere, die Exine, ist von derber Beschaffenheit; ihre Oberfläche ist mit mannigfaltig gestalteten Verdickungen versehen, die aber dünn bleibende Regionen zwischen sich lassen. Diese Stellen dienen den Pollenschläuchen zum Austritt. Die Intine erscheint von zarter Structur. Die Innenseite der Intine grenzt an das Protoplasma der Pollenzellen. Dasselbe ist von dichter Beschaffenheit und schliesst Oeltropfen sowie Amylumkörner ein. Nicht in allen Fällen isoliren sich die in den Pollenmutterzellen entstan-

[1] Ueber die Beziehungen zwischen den Vorgängen im Embryosack der Gymnospermen und Angiospermen vergl. Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. pag. 137.

[2] Specielleres ist in Strasburger's Schriften nachzusehen.

[3] Ueber die Vorgänge beim Oeffnen der Antheren vergl. von Mohl, Vermischte Schriften, 1845, pag. 65 und Askenasy, Verhandlungen d. naturwissensch.-medicin. Vereins in Heidelberg, 1879, Bd. 2, pag. 274.

[4] Vergl. Elfving, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. 13. pag. 1.

denen Pollenkörner. Sie bleiben zuweilen (Ericaceen, auch Orchideen) zu Tetraden verbunden. Bei anderen Orchideen kleben alle Pollenkörner eines Antherenfaches zusammen.

Die Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen beanspruchen naturgemäss ein ganz besonderes Interesse, und ich will dieselben daher etwas specieller behandeln. Es kommt dabei namentlich auf drei Fragen an: 1. Wie gelangen die Pollenkörner auf die Narbe des weiblichen Geschlechtsapparates? 2. Auf welche Weise gelangt der Pollenschlauch bis zu dem Eichen in der Fruchtknotenhöhle? 3. Wie verhält sich der Inhalt der Pollenschläuche?

Mit Bezug auf den ersten Punkt ist noch einmal mit Nachdruck zu betonen, dass bei fast allen Pflanzen Einrichtungen zur Sicherung der Fremdbestäubung zur Entwickelung gelangt sind. Die Uebertragung des Pollens einer Blüthe auf die Narben anderer kann nun entweder durch das Wasser, durch den Wind oder durch Thiere (zumal Insekten) bewerkstelligt werden.[1][2]

Die Zahl derjenigen Pflanzen, deren Pollen unter Beihülfe des Wassers auf die weiblichen Geschlechtsorgane gelangt, ist nur gering. Bei *Vallisneria spiralis* sind die Stiele der weiblichen Blüthe zunächst dicht zusammengerollt. Zur Blüthezeit rollen sich die Blüthenstiele der auf dem Grunde des Wassers vegetirenden Pflanzen so lange aus einander, bis die weiblichen Blüthen die Wasseroberfläche erreicht haben. Zur nämlichen Zeit lösen sich die Blüthen von den männlichen *Vallisneria*-Individuen los, steigen an die Oberfläche des Wassers empor und führen, durch Wasserströmungen getrieben, der geöffneten weiblichen Blüthe den Pollen zu. Bei einigen Pflanzen (*Ceratophyllum*) erfolgt die Befruchtung nicht an der Oberfläche des Wassers, sondern unter Wasser.

Diejenigen Angiospermen, deren Bestäubung unter Vermittelung von Luftströmungen (Wind) zu Stande kommt, produciren ebenso wie die Gymnospermen eine grosse Menge leicht beweglicher Pollenkörner, und weiter ist es charakteristisch für die in Rede stehenden Pflanzen, dass ihre Narben frei aus den Blüthenhüllen hervorstehen, um die Pollenkörner leicht auffangen zu können. Bestäubung durch den Wind findet z. B. statt bei *Potamegeton*-Arten, bei den Gramineen, bei *Populus, Corylus* und *Urtica* etc.

Bei der Mehrzahl der Pflanzen erfolgt die Uebertragung des Pollens einer Blüthe auf die Narben anderer durch Vermittelung der Thiere. Die Mittel, welche die Natur in Anwendung bringt, um diesen Zweck zu er-

---

[1] Uebrigens ist zu bemerken, dass die Sichselbstbestäubung in zahlreichen Fällen nicht völlig ausgeschlossen bleibt.

[2] Mit den Bestäubungsverhältnissen der Blüthe haben sich neuerdings namentlich Hildebrand, Delpino, sowie H. Müller beschäftigt. Vergl. namentlich die ausführlichen Darstellungen des letzten Forschers in dessen: Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873, sowie in Schenks Handbuch der Botanik. Bd. 1.

reichen, erregen schon ihrer Mannigfaltigkeit wegen mit Recht unser Staunen, und überdies ist zu bemerken, dass in der That die denkbar feinsten Anpassungen zwischen dem Blüthenbau einer- und der Grösse, Form sowie der Bewegungsweise der die Blüthen besuchenden und die Bestäubung vermittelnden Thiere andererseits bestehen. Die animalischen Organismen, welche hier in Betracht kommen, werden seitens der Blüthen gewöhnlich durch deren Farbe sowie durch Düfte, welche dieselben verbreiten, angelockt. Die Thiere suchen den Nectar der Blüthen zu erlangen, und bei dieser Gelegenheit geräth dieser oder jener Theil ihrer Körperoberfläche mit den Pollenmassen in Berührung, haftet an den Thieren fest und kann somit leicht anderen Blüthen übermittelt werden. Als Bestäubungsvermittler kommen Vögel, Insekten sowie Schnecken in Betracht.

Unter den Vögeln sind es namentlich die Kolibris, welche als Bestäubungsvermittler der Blüthen verschiedener tropischer Pflanzen thätig sind. Es giebt nur sehr wenige Pflanzen, für deren Bestäubung Schnecken eine Bedeutung besitzen; zu den in Deutschland vorkommenden Gewächsen, deren Blüthen unter Beihülfe von Schnecken bestäubt werden, gehört z. B. *Calla palustris*. Ungemein gross ist dagegen die Zahl derjenigen Gewächse, bei denen die Uebertragung des Pollens einer Blüthe auf die Narben anderer durch Insekten bewerkstelligt wird. Die Biologie hat zu zeigen, in welcher Weise sich die hier in Betracht kommenden Anpassungsverhältnisse zwischen den Blüthen einer- sowie den Insekten andererseits gestaltet haben. Ein tieferes Verständniss der zum Theil sehr verwickelten Phänomene ist übrigens nur durch sorgfältige Beobachtung der Bestäubungsvorgänge selbst zu gewinnen, und Anleitung zu derartigen Studien gewähren zumal die citirten Schriften H. Müller's in vorzüglicher Weise.

Fragen wir nun weiter, auf welche Weise der Pollenschlauch bis zu dem Eichen in der Fruchtknotenhöhle gelangt, so handelt es sich namentlich darum, zu untersuchen, in welchem Gewebe des weiblichen Geschlechtsapparats der Pollenschlauch sich entwickelt, und welche Substanzen für das Wachsthum desselben verwerthet werden.[1]

Die oft in grosser Menge auf die Narbe gelangten Pollenkörner werden von dem schleimigen Narbensecret festgehalten und beginnen alsbald die Schläuche zu treiben. Der Weg, den dieselben einzuschlagen haben, ist ihnen durch das Vorhandensein des Leitgewebes vorgezeichnet. Dieses Leitgewebe ist der Narbe, dem Griffel, dem Fruchtknoten, den Placenten und eventuell auch dem Funiculus eigenthümlich; es erstreckt sich also von der Narbenoberfläche bis zu der Mikropyle der Samenknospen. Das Leitgewebe ist von papillöser Beschaffenheit. Die Zellen desselben secerniren eine schleimige, wahrscheinlich auch Zucker enthaltende Flüssigkeit, und wenn die Zellen des Leitgewebes, wie es im Griffel ohne Griffelcanal der Fall ist, ursprünglich mit ihren Membranen dicht zusammenschliessen,

[1] Diese Fragen sind namentlich von Dalmer (vergl. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 14) specieller studirt worden.

das Innere des Griffels ausfüllend, so findet eine Verschleimung ihrer äusseren Zellwandschichten statt, so dass den Pollenschläuchen der Durchtritt leicht möglich ist.

Der Weg, welchen die Pollenschläuche zurückzulegen habeu, um von der Narbenoberfläche bis zur Mikropyle vorzudringen, ist ein sehr verschieden langer. Dies tritt sogleich klar hervor, wenn man den sehr langen Griffel von *Colchicum* oder den 10 Centim. langen Griffel von *Crocus vernus* mit dem nur 2—3 Millim. langen Griffel von *Arum maculatum* oder anderer Pflanzen vergleicht. Ueberdies ist auch die Zeit, deren der Pollenschlauch verschiedener Pflanzen zu seiner vollständigen Entwickelung bedarf, eine sehr verschieden lange, und sie ist keineswegs allein abhängig von der Länge des Griffels. Bei *Crocus* legt der Pollenschlauch den Weg von der Narbe bis zur Mikropyle in 1—3 Tagen, bei *Arum* in 5 Tagen zurück. Der kurze Griffel mancher Orchideen wird vom Pollenschlauch sogar erst im Verlauf einiger Wochen oder Monate durchwachsen.

Die Reservestoffe der Pollenkörner reichen unzweifelhaft gewöhnlich nicht für die Ernährung der wachsenden Pollenschläuche aus, und vor allem gilt dies für solche Schläuche, welche einen weiten Weg von der Narbe bis zu dem Eichen zurückzulegen haben. Wenn man Pollenkörner in Wasser bringt, so treiben sie allerdings Schläuche; dieselben bleiben aber kurz, da ihnen keine bedeutenden Reservestoffquantitäten zur Disposition stehen. Lange Pollenschläuche werden hingegen erhalten, wenn man die Pollenkörner in Contact mit Zuckerlösungen kultivirt. Daraus wird ersichtlich, dass sich die Pollenschläuche nur dann normal ausbilden können, wenn sie Gelegenheit finden, von aussen Nahrungsmittel aufzunehmen, und es unterliegt keinem Zweifel, dass ihnen dieselben auf ihrem Wege von der Narbenoberfläche bis zu dem Eichen in dem Secret der Zellen des Leitgewebes zur Disposition gestellt werden.

Gewöhnlich wächst eine grosse Zahl von Pollenschläuchen in die Fruchtknotenhöhlung hinab. Wenn ein Schlauch die Mikropyle einer Samenknospe erreicht hat, so dringt er in dieselbe ein, durchwächst das Gewebe der Kernwarze und bahnt sich auf diese Weise den Weg zu dem Eiapparat. In vielen Fällen wächst übrigens der Embryosackscheitel dem Pollenschlauch entgegen, und bei *Santalum* tritt ersterer sogar aus der Mikropyle hervor.

Bei der Bildung des Pollenschlauches tritt das Plasma des Pollenkornes in diesen über. Dasselbe ist mit den beiden Kernen des Pollenkorns der Fall, aber es ist zu beachten, dass der Kern der grossen Zelle dabei vorausgeht, während der Kern der kleinen, vegetativen Zelle nachfolgt. Kurze Zeit vor eintretender Befruchtung werden die Pollenschlauchkerne aufgelöst.

Mit Bezug auf den Prozess der Vereinigung der Sexualzellen ist noch einmal mit Nachdruck zu betonen, dass dabei eine thatsächliche Vermischung der Substanz der männlichen und weiblichen Zelle stattfindet. Weder bei den Angiospermen noch bei anderen Pflanzen erfolgt die Be-

fruchtung also durch einen auf osmotischem Wege zu Stande kommenden Uebertritt befruchtender Substanz zur weiblichen Zelle. Die bedeutungsvollen Arbeiten Strasburger's haben zu dem Resultat geführt, dass die Synergiden des Eiapparates der Angiospermen, indem ihr Protoplasma augenfällige Veränderungen erfährt, als Vermittlerinnen bei der Uebertragung der befruchtenden Substanzen des Pollenschlauchinhaltes auf die Eizelle thätig sind, und es ist für die Anschauung, nach welcher sich bei der Befruchtung die einander entsprechenden Bestandtheile der Sexualzellen mit einander vereinigen, von besonderer Wichtigkeit, dass nicht allein Theile des Protoplasma des Pollens, sondern auch die Substanz des Kerns der grossen Zelle desselben in das Ei übergehen. Es lässt sich nämlich in vielen Fällen (Orchideen, *Monotropa, Pyrola)* der deutliche Nachweis liefern, dass kurz nach erfolgter Befruchtung zwei Kerne in der Eizelle auftreten, die alsbald mit einander verschmelzen. Der eine Kern gehörte schon ursprünglich der Eizelle an; der zweite stammt aber ohne Zweifel aus der männlichen Sexualzelle. Zwar erfolgt kurz vor der Befruchtung, wie angegeben worden ist, eine Auflösung der Kerne des Pollenschlauchinhaltes; indessen geht die Kernsubstanz ja nicht verloren, und sie kann nach erfolgter Befruchtung der Eizelle zur Regeneration eines neuen Kerns Verwendung finden.

Die Folgen der Befruchtung prägen sich vor allen Dingen in der Entwicklung der Eizelle zum Embryo aus, aber jene erstere ruft, abgesehen hiervon, noch eine ganze Reihe anderweitiger Veränderungen im Embryosack und ausserhalb desselben hervor. Bei den Gymnospermen ist das Endosperm, welches bei diesen Pflanzen denselben morphologischer Werth besitzt, wie das Prothallium der Gefässkryptogamen, und welches die Archegonien umschliesst, bereits vor der Befruchtung beträchtlich entwickelt. Nach der Befruchtung wächst das Endosperm der Gymnospermen aber noch bedeutend fort, und es füllen sich die Zellen desselben mit Reservestoffen an. Das Integument der *Ovula* bildet sich zu der Samenschale aus; bei *Taxus* umgiebt sich der Same mit einem später roth und fleischig werdenden *Arillus,* und überdies erfahren auch die Zapfenschuppen (Frucht- sowie Deckschuppen) weitgehende Veränderungen in Folge ihres eigenthümlichen Verhaltens bei ihrem ferneren Wachsthum. Der reife Embryo der Gymnospermen trägt in manchen Fällen viele Cotyledonen (bei Abietineen bis 15).

Die Entwicklung des Endosperms der Angiospermen beginnt im Gegensatz zu demjenigen der Gymnospermen erst nach der Befruchtung. Der durch Kerntheilungen vermittelten freien Zellbildung im Embryosack folgen später lebhafte Zelltheilungen, und das entstehende Gewebe füllt sich mehr und mehr mit Reservestoffen an. Uebrigens ist es ja bekannt, dass das Endosperm in vielen Fällen im Laufe der Entwicklung der Samen wieder verdrängt wird (z. B. bei *Phaseolus),* in welchem Falle die mächtig entwickelten Cotyledonen des Embryo als Reservestoffbehälter fungiren.

In einigen Fällen (Orchideen, *Trapa, Tropaeolum*) ist die Endospermbildung überhaupt nur auf das vorübergehende Auftreten einiger Zellen beschränkt, und bei *Canna* scheint dieselbe ganz zu fehlen. Das Knospenkerngewebe wird im Verlaufe der Entwicklung der Samen gewöhnlich verdrängt; in einigen Fällen (Scitamineen) bildet sich bei völliger Abwesenheit des Endosperms das Knospenkerngewebe zu dem mit Reservestoffen angefüllten Perisperm aus, und zuweilen (Nymphaeaceen, Piperaceen) bilden sich sowohl Endosperm wie auch Perisperm aus. Als eine weitere Folge der Befruchtung muss die Entwicklung der Samenschale Erwähnung finden. Die Testa entsteht der Hauptsache nach aus den Integumenten der Samenknospe, ist oft von sehr complicirtem Bau und dient zunächst vor allem zum Schutz der reifen Samen. Aus dem Gewebe des Funiculus der Samenknospen entwickelt sich in einigen Fällen (*Evonymus*) ein *Arillus*. Aus dem Gewebe des Fruchtknotens bilden sich die Gewebe der Früchte, die bei den verschiedenen Pflanzenspecies in so überaus mannigfaltigen Formen auftreten. Es ist sogar nicht selten, dass sich nach eingetretener Befruchtung nicht allein der Fruchtknoten sowie die im Innern desselben vorhandenen Gewebe, sondern auch anderweitige Blüthentheile in ganz eigenthümlicher Weise entwickeln. Ist dies der Fall, so entstehen Scheinfrüchte (Apfel, Erdbeere, Eichel).

Hand in Hand mit allen diesen durch die Befruchtung hervorgerufenen Wachsthumsvorgängen der Blüthentheile, geht nun vor allen Dingen die Entwicklung der Eizelle zum Embryo. Dieselbe umgiebt sich nach eingetretener Befruchtung mit einer Cellulosemembran, es kommt zur Bildung des Suspensors (Embryoträgers), und durch vielfältige Differenzirungs- und Zelltheilungsprozesse erlangt der Embryo endlich jene Ausbildung, welche er bei der Untersuchung des reifen Samen erkennen lässt. Der Embryo der Mono- sowie Dicotyledonen repräsentirt gewöhnlich ein wohl gegliedertes Gebilde; in manchen Fällen ist derselbe aber von sehr reducirter Beschaffenheit. So z. B. fehlen den Embryonen von *Cuscuta* die Keimblätter, und diejenigen der Orobanchen sowie der Orchideen stellen nur einen aus relativ wenigen Zellen bestehenden Gewebekörper dar.[1])

Wenn die Samen zur Reife gelangt sind, so ist es von grösster Bedeutung für dieselben, dass sie an geeigneten Orten zur Keimung gelangen können. In vielen Fällen springen die Früchte, welche die Samen umschliessen, auf (Hülsen, Schoten, Kapseln, Pyxidien etc.), und die Samen

---

[1]) Es ist selbstverständlich, dass der Embryo und sonstige Samenbestandtheile sowie die Früchte ganz bedeutende Mengen plastischer Stoffe zu ihrer Entwicklung bedürfen. Dieselben strömen ihnen der Hauptsache nach aus anderen Pflanzentheilen zu, und bei dieser Zuleitung plastischen Materials spielen der Suspensor speciell für den Embryo, der Funiculus für das Ovulum und der Fruchtstiel für die ganze Frucht eine wichtige Rolle als Leitungsbahnen. Vergl. die Resultate der mikroskopischen Untersuchungen von H. de Vries (landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 6, pag. 939) und Treub botan. Zeitung, 1880, pag. 57).

werden in Freiheit gesetzt.[1]) In anderen Fällen bleiben die Samen in den sich von der Mutterpflanze loslösenden Früchten von dem Gewebe des Pericarps umschlossen. Wenn das Gewebe dieses letzteren keine massige Entwicklung erfahren hat und von zarter Structur ist, so stellt dasselbe der Evolution des Embryo gar keine besonderen Hindernisse entgegen (Früchte der Gräser)[2]); dagegen muss in vielen anderen Fällen das Fruchtgewebe erst geöffnet oder zerstört werden, bevor die Keimung der Samen möglich wird (Nüsse, Steinfrüchte, Beeren).

Auf jeden Fall erscheint es ferner mit Rücksicht auf die Erlangung eines geeigneten Keimbettes für die Samen von sehr hervorragender biologischer Bedeutung, dass die Samen, resp. Früchte vieler Pflanzen nicht darauf angewiesen sind, in unmittelbarster Nähe ihrer Mutterpflanzen zur Entwickelung zu gelangen, sondern in Folge sehr mannigfaltiger Eigenthümlichkeiten eine mehr oder minder weitgehende Translocation erfahren können. Mit Bezug auf die Verbreitungsausrüstungen der Samen resp. Früchte und die Verbreitungsagentien mag hier in aller Kürze auf das Folgende hingewiesen werden.[3])

1. Die Luftströmungen als Verbreitungsagentien. Die Ausrüstungen der Samen und Früchte, welche die Verbreitung derselben durch Luftströmungen vermitteln, sind mannigfaltiger Natur, und es ist zunächst darauf hinzuweisen, dass viele Samen (Scrophularineen, Campanulaceen, Papaveraceen, Orchideen)[4]) sehr klein sind und ein geringes absolutes Gewicht besitzen, also durch den leisesten Windhauch leicht translocirt werden können. Manche Samen, z. B. diejenigen von *Iris*-Arten, sind flach gedrückt; andere Samen resp. Früchte (Samen vieler Coniferen, Samen mancher Cruciferen, Früchte von *Acer)* sind mit flügelartigen Anhängen versehen, wodurch ihre Verbreitung ganz wesentlich erleichtert wird. Nicht minder bedeutungsvolle Verbreitungsausrüstungen sind die haar- sowie federartigen Anhängsel der Samen und Früchte (Samen von *Gossypium*, Früchte der Compositen).

2. Die Wasserströmungen als Verbreitungsagentien. Die Bewegungen des Wassers (die schwachen in sogen. stehenden Gewässern auftretenden

---

[1]) Dem Aufspringen der Früchte liegen mechanische Differenzen in der Beschaffenheit der inneren Gewebeschichten der Pericarpien zu Grunde. Es wird dasselbe durch das Auftreten von Spannungverhältnissen zwischen den Geweben bedingt und ist mit Spannungsausgleichung verbunden. Vergl. Steinbrinck, Botan. Zeitung 1878, Nr. 36 und Zimmermann, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 12, pag. 542.

[2]) Ueber die Bedeutung der Grannen der Gräser als Mittel zur Einbohrung der Früchte in den Boden vergl. Hildebrand, Botan. Zeitung 1872, pag. 873 und Fr. Darwin, in Just's botan. Jahresbericht f. 1876, pag. 948.

[3]) Vergl. namentlich Hildebrand, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.

[4]) Pfitzer (Grundzüge einer vergleichenden Morphologie d. Orchideen, Heidelberg 1882, pag. 165) giebt an, dass bei einigen Orchideen mehr als Millionen Samen in einer Frucht vorhanden sind. Es kommt vor, dass erst 200 solche Samen das Gewicht von 1 Milligr. besitzen.

Strömungen, sowie die bedeutenden Strömungen der fliessenden Gewässer und die Meeresströmungen) sind im Allgemeinen keineswegs von so erheblichem Einfluss auf die Verbreitung der Samen und Früchte, wie die Luftströmungen. Sehen wir davon ab, dass sich die Samen und Früchte vieler Landpflanzen in Folge ihres geringen specifischen Gewichtes kürzere oder längere Zeit an der Wasseroberfläche schwimmend erhalten und von den Gewässern fortgeführt werden können, so ist hier nur zu erwähnen, dass die Strömungen des Wassers für die Verbreitung einiger Wasserpflanzen in der That bedeutungsvoll erscheinen, und dass die Samen resp. Früchte dieser letzteren wirklich in eigenthümlicher Weise einem solchen Verbreitungsmodus angepasst sind. (Vergl. Specielleres in Hildebrand's citirter Schrift, pag. 23.)

3. Die Thiere als Verbreitungsagentien. Die durch die Thiere vermittelte Verbreitung der Samen und Früchte kann sich über kleinere oder grössere Bezirke erstrecken und kommt dadurch zu Stande, dass sich die zu freier Ortsbewegung befähigten Organismen mit den Samen resp. Früchten an einem Orte freiwillig oder unfreiwillig beladen und dieselben erst wieder an oft weit entfernten Orten abgeben. Viele saftige Früchte locken die Thiere durch ihre Farbe oder ihren Geruch an; die Früchte werden von den Thieren ihres Wohlgeschmacks oder ihres Gehaltes an Nährstoffen wegen vertilgt, aber in sehr vielen Fällen passiren die hartschaligen Samen den gesammten Verdauungsapparat, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüssen und werden schliesslich mit den Excrementen wieder ausgeschieden. Anderweitige Samen, resp. Früchte können sich, da dieselben mit hakenartigen Gebilden ausgestattet sind, leicht in dem Pelzwerk der Thiere festsetzen und auf diese Weise eine Translocation unter Vermittelung der letzteren erfahren.

4. Das Fortschleudern der Samen als Verbreitungsmittel derselben.[2]) Es giebt eine ganze Reihe von Früchten, in deren Gewebe in Folge des Austrocknens bei der Reife sehr erhebliche Spannungszustände zur Geltung kommen. Die schliesslich durch das Zerreissen des Fruchtgewebes erfolgende Spannungsausgleichung kann nicht ohne Einfluss auf die vorhandenen Samen bleiben, und dieser Einfluss macht sich zumal darin geltend, dass dieselben mit Gewalt fortgeschleudert werden. Specieller untersucht sind z. B. die bei dem Aufspringen der Früchte einiger *Viola*-Arten, mancher Geraniaceen und Papilionaceen zu beobachtenden Phänomene, und mit Bezug auf diese letzteren verdient die Thatsache besondere Beachtung, dass die Samen in manchen Fällen bis zu Entfernungen von 12 Schritt von der Mutterpflanze fortgeschleudert werden können. Einige saftige Früchte springen nicht in Folge der Austrocknung, sondern in Folge des fortschreitend lebhafter werdenden Turgors gewisser Gewebeschichten

[2]) Literatur: Hildebrandt, Die Verbreitungsmittel d. Pflanzen, pag. 36, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 9; Steinbrinck, Botan. Zeitung 1878, pag. 580; Zimmermann, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 12.

auf und schleudern die Samen schliesslich fort (*Impatiens Noli tangere* und *I. Balsamina*). Auch das Ausstreuen der *Oxalis*-Samen kommt nicht durch einen Anstrocknungsprocess der saftreichen Früchte zu Stande.

Viertes Kapitel.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung im engeren Sinne des Wortes.

§ 11. Das Verhalten der Algen und Pilze. Die Kryptogamen erzeugen ganz allgemein eigenthümliche Gebilde, die man als Sporen bezeichnet und welche ohne Mitwirkung anderer Zellen zur Entstehung neuer Pflanzenindividuen Veranlassung geben können. Diese Sporen treten entweder als Schwärmsporen (Zoosporen) oder als Dauersporen auf. Diese letzteren besitzen im Allgemeinen dickwandige Membran und einen Inhalt, der erheblichere Reservestoffmengen birgt, die bei der Keimung der Dauersporen verbraucht werden. Die Dauersporen erweisen sich äusseren Einflüssen gegenüber in der Regel in hohem Grade unempfindlich, und sie gewinnen dadurch eine hohe physiologische Bedeutung für die Erhaltung der Organismen.

Die Sporen der Kryptogamen sind entweder das unmittelbare oder mittelbare Produkt eines Sexualaktes, oder sie entstehen auf durchaus ungeschlechtlichem Wege. Ich bemerke ausdrücklich, dass natürlich nur die auf diesem letzteren Wege (ohne Sexualakt) entstandenen Sporen als eigentliche ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen bezeichnet werden dürfen, und daher wird in Folgendem auch nur von diesen kurz die Rede sein.

Den Protophyten fehlt, wie angegeben worden ist, die sexuelle Fortpflanzung gänzlich. Sie vermehren sich durch Theilung, aber überdies hat man bei manchen derselben neuerdings auch die Bildung von Dauersporen beobachtet. Sporenbildung findet z. B. bei *Bacillus*-Arten und den Rivularien statt. Das eine Ende der Fäden dieser letzteren schliesst bekanntlich mit einer eigenthümlich entwickelten Zelle, der Grenzzelle, ab. Die dieser Grenzzelle zunächst liegende Gliederzelle der Fäden bildet sich zur Spore um und überdauert den Winter.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung findet bei *Ulothrix* während des Winters durch Zoosporen statt. Im Frühjahr entstehen Zellen, welche copuliren. Die Zygote geht in einen Ruhezustand über und überdauert die heisse Sommerzeit. Auch bei den aus unverzweigten oder verzweigten Fäden bestehenden Oedogoniaceen werden Zoosporen gebildet, welche einzeln aus dem gesammten Inhalt der vegetativen Zellen frei werden und an ihrem vorderen Ende mit einem Kranz von Cilien besetzt sind.

Besonders interessant sind die Verhältnisse der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Vaucheriaceen, indem hier in sehr ausgeprägter Weise auf eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen eine Geschlechtsgeneration folgt. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung kann durch Zoosporen vermittelt

werden. Es wird an den Spitzen von Thallusästen durch eine Wand ein Sporangium abgegrenzt, in welchem sich eine einzige, meistens an der ganzen Oberfläche mit Cilien besetzte Zoospore entwickelt.

Den Characeen fehlen specifisch ausgebildete Zellen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung völlig, dagegen begegnen wir solchen Zellen bei den Florideen wieder, indem bei diesen letzteren in gewissen Zellen gewöhnlich vier nur passiv bewegliche Sporen (Tetrasporen) gebildet werden.

Gehen wir zur kurzen Erwähnung einiger typischer Fälle der ungeschlechtlichen Fortpflanzung chlorophyllfreier Thallophyten über, so ist zunächst auf die durch Dauersporen erfolgende Fortpflanzung der Myxomyceten hinzuweisen. Bei den Zygomyceten, z. B. *Mucor*, treibt das Mycelium Fruchtträger in die Luft, an denen die Sporangien, in welchen sich zahlreiche Sporen bilden, entstehen. Unter bestimmten Umständen conjugiren auch Fäden des Myceliums der Zygomyceten. Die resultirenden Zygosporen keimen erst nach längerer Ruhe. In den Sporaegien der Saprolegnieen werden nicht Dauersporen, sondern, was mit der Lebensweise dieser Pilze im Wasser zusammenhängt, Schwärmsporen gebildet. Die Basidiomyceten bilden ihre Sporen (Basidiosporen) auf Basidien, die zu Hymenien vereinigt sind, aus.

Zweiter Abschnitt.

Die vegetative Vermehrung der Gewächse.

Erstes Kapitel.

Die vegetative Vermehrung der Kryptogamen.

§ 12. Die Thallophyten. Es giebt eine Reihe von Pflanzen (Protophyten), welche überhaupt gar keine Sexualzellen erzeugen, und sich daher nur auf vegetativem Wege oder durch Bildung ungeschlechtlich erzeugter Sporen vermehren können. Die männlichen Zellen, in denen sich mannigfaltige, für die Ernährung der erwähnten Pflanzen bedeutungsvolle Prozesse abwickeln, haben häufig zugleich die Aufgabe, die Pflanzenspecies über die Dauer des Individuums hinaus zu erhalten. Die Zellen der unter bestimmten Umständen in grossen Mengen auftretenden Micrococcusarten sind nicht unter einander verbunden. Sie theilen sich stets nur in einer Richtung des Raumes, und es ist dies die einzige Weise, auf welche die Vermehrung der Pflanzen zu Stande kommt. Bei den sich ebenfalls durch Theilung vermehrenden Repräsentanten der Gattungen *Vibrio* und *Spirillum* etc. sind die einzelnen Zellen zu Fäden von eigenthümlicher Gestalt vereinigt.

Was die Vermehrung chlorophyllhaltiger Protophyten anbelangt, so sei hier z. B. auf das Verhalten der zumal in stehenden Gewässern vorkommenden Oscillarien hingewiesen. Die einzelnen Zellen derselben sind zu Fäden an einander gereiht. Diese Fäden zerfallen in Stücke, und diese letzteren wachsen durch Theilung der Zellen zu neuen Fäden heran. In ähnlicher, wenn auch complicirterer Weise erfolgt die Vermehrung der in einer Gallerthülle liegenden Fäden der Rivulariaceen und Nostocaceen.

Betrachten wir das Verhalten solcher Pflanzen, die nicht zu den Protophyten gehören, so ergiebt sich, dass bei den meisten dieser höheren Gewächse allerdings die sexuelle Fortpflanzung entwickelter ist, dass aber die vegetative Vermehrung trotzdem noch immer eine sehr wichtige Rolle spielt. Bei den zu den Conjugaten gehörenden Zygnemaceen findet die geschlechtliche Fortpflanzung durch Conjugation statt. Daneben erfolgt aber eine lebhafte vegetative Vermehrung, indem die zu einem unverzweigten Zellfaden verbundenen Zellen sich theilen, und von den fortdauernd

an Länge zunehmenden Fäden schliesslich kürzere oder längere Stücke abbrechen. Bei *Sacharomyces cerevisiae*, welchem Pilz die geschlechtliche Fortpflanzung vollkommen fehlt, erfolgt die vegetative Vermehrung ebenfalls durch Zelltheilung (Sprossung).

Eine complicirtere Form der vegetativen Vermehrung treffen wir schon bei den Flechten an. Es ist bekannt, dass in dem Thallus vieler dieser merkwürdigen Gewächse sogen. Soredien gebildet werden, welche Knäule von Gonidien, die von Pilzfäden umsponnen sind, darstellen. Die Gonidien unterhalten fortdauernd lebhafte Theilungsprozesse, und es erfolgt auf diese Weise allmählich eine sehr bedeutende Anhäufung von Soredienmassen im Thallus, welche derartig erheblich werden kann, das die Rindenschicht des letzteren dem wirkenden Druck nicht mehr zu widerstehen vermag und schliesslich zerreisst. Wenn die isolirten Soredien jetzt unter geeignete Vegetationsbedingungen gelangen, so entwickelt sich aus ihnen ein neuer Flechtenthallus. Manche Flechten, die nur selten zur Sporenbildung kommen, vermehren sich vorwiegend auf vegetativem Wege durch Soredienbildung.

§ 13. Die höheren Kryptogamen. In ausserordentlich mannigfaltiger Weise ist die vegetative Vermehrung bei den Muscineen entwickelt. Was zunächst die Lebermoose anbelangt, so sterben bei denselben häufig die Pflanzen von hinten her ab, während sich die jüngeren Theile weiter entwickeln. Ferner kann die vegetative Vermehrung durch Adventivsprosse und zumal durch Brutknospen erfolgen. Der einfachste Fall von Brutknospenbildung ist von Leitgeb[1]) bei *Aneura* beobachtet worden, indem sich hier einzelne Zellen aus ihrem Verbande loslösen und sich unter geeigneten Umständen zu einer neuen Pflanze entwickeln.

In vielen Fällen werden die Brutknospen in eigenthümlich gestalteten Behältern, die z. B. bei *Marchantia* korbförmige, bei *Blasia* flaschenförmige Gebilde darstellen, erzeugt. Bei den foliosen Jungermannien können die Brutknospen sowohl auf dem Stämmchen als auch auf den Blättern auftreten.

Es giebt kaum eine Pflanzengruppe, für welche die vegetative Propagation eine grössere Bedeutung besitze als für die Laubmoose. Viele derselben erzeugen allerdings Sporen, und schon dadurch ist ihre Existenz gesichert; aber trotzdem trägt die vegetative Vermehrung nicht wenig zu ihrer massenhaften Entwicklung bei. Einige Laubmoose hat man noch niemals fructificirend angetroffen; ihre Fortexistenz scheint ausschliesslich durch vegetative Vermehrung zu erfolgen. Die Formen dieser Propagation sind überaus mannigfaltig. Manche Moose erzeugen Brutknospen. Andere (*Bryum annotinum*) bilden abfallende Zweigknospen. Ferner ist hier auf die Beobachtung Schimper's hinzuweisen, dass einige Moose sich von der

---

[1]) Vergl. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 3. pag. 43.

Mutterpflanze ablösende Zweige erzeugen.[1]) Besonders wichtig ist, dass sich aus jedem Rhizoid Protonemafäden entwickeln können, die ihrerseits wieder zur Bildung neuer Moospflanzen Veranlassung geben. Ebenso liefern die isolirten und feucht gehaltenen Blätter Protonemafäden, und bei *Buxbaumia aphylla* entspringen dieselben sogar aus den am Stamm befindlichen Blättern.

Für die Gefässkryptogamen besitzt die vegetative Vermehrung zwar nicht dieselbe hohe Bedeutung wie für die Muscineen, aber dennoch greift sie in vielen Fällen tief in das Leben der zuerst genannten Gewächse ein. Bei einigen Farnen, zumal bei *Gymnogramme leptophylla*, können an den Prothallien eigenthümliche knollenartige Bildungen (sogen. Adventivknöllchen) entstehen, deren Zellen sich mit Reservestoffen üllen, und die nach einer bestimmten Ruhezeit zu neuen Prothalliumlagen auszuwachsen vermögen.[2])

Ganz besonders merkwürdig sind die Erscheinungen des Zeugungsverlustes oder der Apogamie, welche von Farlow[3]) und de Bary[4]) bei einigen Farnen beobachtet worden sind. Die Entwicklung von *Pteris retica* und *Aspidium filix mas ror. cristatum* (Gartenvarietät) erfolgt niemals in der für die Farne im Allgemeinen charakteristischen Weise. Es kommt nämlich niemals zur Ausbildung geschlechtsreifer Archegonien, sondern die Erhaltung der Pflanzenform geht auf einem ungeschlechtlichen Wege vor sich, indem aus den Prothallien ein beblätterter Spross hervortritt, welcher sich sofort zu einer normal gebauten, im zweiten oder dritten Lebensjahre Sporangien und Sporen bildenden Farnpflanzen entwickelt.

Die Apogamie ist übrigens nicht allein auf die genannten Farne beschränkt, sondern sie besitzt ziemliche Verbreitung im Pflanzenreich. So hat Göbel[5]) gezeigt, dass manche Exemplare von *Isoetes lacustris* sich ausschiesslich dadurch vermehren, dass an denjenigen Stellen der Blätter, an denen normalerweise die Sporangien erzeugt werden, junge Isoetespflänzchen entstehen. Es giebt ferner einige Moose, welche völlig apogam sind. So ist es bei *Barbula papillosa*, einer Pflanze, die sich nur auf vegetativem Wege (zumal durch die Bildung blattbürtiger Bulbillen) vermehrt. Zu den Gewächsen mit Zeugungsverlust gehören auch diejenigen, welche ein parthenogenetisches Verhalten zeigen (vergl. § 6), sowie auch solche Phanerogamen, welche niemals Samen erzeugen (vergl. § 14), und andere, die Adventivembryonen bilden (vergl. § 14).[6])

---

[1]) Bei manchen Moosen werden die Zweige isolirt, indem die Pflanzen von unten her absterben.

[2]) Vergl. Göbel, Botan. Zeitung 1877. pag. 671.

[3]) Vergl. Farlow, Botan. Zeitung 1874. pag. 180.

[4]) Vergl. de Bary, Botan. Zeitung 1878. pag. 449.

[5]) Vergl. Göbel, Botan. Zeitung 1879. pag. 1.

[6]) Die Apogamie ist gewiss als Ausdruck einer stattgehabten Rückbildung der Pflanzen aufzufassen. Die Apogamie der Gartenform von *Aspidium filix mas* lehrt wohl, dass der Zeugungsverlust mit der Differenzirung dieser Varietät zu Stande gekommen ist, denn die normale *Aspidium*-Form ist nicht apogam.

Endlich ist hier noch mit Bezug auf die vegetative Vermehrung der Gefässkryptogamen darauf hinzuweisen, dass die sporentragenden Pflanzen vieler derselben (Equisetaceen, Farne) unterirdische Stammgebilde (Rhizome) entwickeln, wodurch die Gewächse zu perenniren vermögen. Bei manchen Farnen (*Pteris aquilina, Aspidium filix mas* etc.) entstehen Knospen auf den Blättern, die unter geeigneten Umständen zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Der zuletzt genannte Farn erzeugt die Knospen auf dem Blattstiel, ziemlich hoch über der Insertion desselben, und es kommt vor, dass man kräftige *Aspidium*-Individuen findet, die an ihrem Hinterende noch mit dem Blattstiel einer älteren Pflanze verbunden sind.[1])

Zweites Kapitel.

Die vegetative Vermehrung der Phanerogamen.

§ 14. Apogamie der Phanerogamen. a) Die Bildung von Adventivembryonen. Es giebt eine Reihe von Pflanzen, die durch Polyembryonie ausgezeichnet sind, aber es ist von vornherein mit Nachdruck zu betonen, dass dieselbe auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen kann. Specieller interessiren uns hier mit Bezug auf die Apogamie nur einige Formen der Polyembryonie; indessen es mag an dieser Stelle auf die Erscheinung des Vorhandenseins mehrerer Embryonen in einem Samen überhaupt hingewiesen werden.

Bei den Coniferen sind in einem Embryosack mehrere Archegonien vorhanden, und überdies können durch nachträgliche Spaltungen befruchteter Eizellen mehrere Embryoanlagen gebildet werden. Die Polyembryonie ist hier also der Anlage nach vorhanden, aber gewöhnlich entwickelt sich von Anfang an nur ein Keimling kräftig weiter, und der reife Samen birgt auch nur einen Embryo. Der Embryosack von *Santalum album* führt constant zwei Eizellen, während in demjenigen von *Sinningia Lindleyana* sowie verschiedenen Orchideen (*Gymnadenia, Cypripedium*) nur ausnahmsweise zwei Eizellen angetroffen werden.[2]) Wenn in den Samen der erwähnten Pflanzen, wie es thatsächlich zuweilen der Fall ist, zwei Embryonen angetroffen werden, so erklärt sich diese Erscheinung unter Berücksichtigung des Gesagten einfach.

Von besonderem Interesse ist hier für uns jene Form der Polyembryonie, welche man bei *Allium (Nothoscordum) fragrans, Funkia ovata* sowie *Citrus*-Arten beobachtet hat. Die Polyembryonie der Samen dieser Pflanzen ist schon längere Zeit bekannt, aber erst Strasburger (vergl. dessen soeben citirte Abhandlung) hat die Ursache derselben erkannt. Sie kommt nicht in derselben Weise, wie es im Vorstehenden für andere

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 427.

[2]) Vergl. Strasburger, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. 12.

Pflanzen angegeben worden ist, sondern dadurch zu Stande, dass sich bestimmte Zellen des Nucellargewebes zu Adventivembryonen entwickeln. Das befruchtete Ei bildet sich gewöhnlich nicht weiter aus.[1] Uebrigens hat Strasburger festgestellt, dass die Adventivembryonen wenigstens bei *Nothoscordum* nur dann zur völligen Entwicklung gelangen, wenn die Mitwirkung des Pollenschlauches nicht ausgeschlossen ist.[2] Ohne dieselbe kann allein die erste Anlage der Adventivembryonen erfolgen, ihre vollständige Ausbildung unterbleibt dagegen in diesem Falle.

Was die Polyembryonen der berühmten *Coelebogyne ilicifolia* anbelangt, so kommt dieselbe ebenfalls durch die Bildung von Adventivembryonen zu Stande, aber es ist sicher, dass dazu eine Mitwirkung des Pollenschlauchs nicht erforderlich ist. Wir haben es hier also mit wirklicher Apogamie und zwar mit einer Form derselben zu thun, welche jener von *Pteris cretica* sowie anderer Farne in gewissem Sinne sehr ähnlich ist. (Man vergl. übrigens § 13.)

b) Das Unterbleiben der Samenbildung.[3] Eine Reihe höherer Pflanzenarten bildet gar keine Samen aus, so dass also die Erhaltung der Species allein durch vegetative Vermehrung herbeigeführt werden muss. Ein völliges Unterbleiben der Samenbildung ist z. B. beobachtet worden bei Dioscoreen und *Allium sativum.* Bei mehreren Dioscoreen werden überhaupt keine Blüthen gebildet; andere Pflanzen ohne Samenproduktion sind nur apandrisch, d. h. ihre männlichen Geschlechtsorgane sind functionsunfähig oder gar nicht entwickelt (vergl. de Barys soeben citirte Abhandlung, pag. 479). Uebrigens bedürfen die Verhältnisse, welche den Mangel der Samenerzeugung mancher Gewächse bedingen, einer eingehenderen Untersuchung.

§ 15. Weiteres über die vegetative Vermehrung. Den meisten Phanerogamen ist ein sehr entwickeltes sexuales Leben eigenthümlich, aber trotzdem sind alle jene Einrichtungen, welche die Vermehrung derselben auf vegetativem Wege begünstigen, von Nutzen, und dies tritt zumal dann hervor, wenn die Möglichkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung einmal in Folge ungünstiger Verhältnisse ausgeschlossen bleibt. Die eingehende Behandlung der Fragen nach dem morphologischen Werthe der für die vegetative Reproduktion höherer Pflanzen bestimmten Organe sowie nach der Entwicklungsgeschichte derselben gehört nicht in das Gebiet der Physiologie; ich kann hier daher nur diejenigen Pflanzentheile namhaft machen, welche der Vermehrung dienen.

Zunächst sei auf die in den Blattachseln entstehenden Knospenzwiebelchen (z. B. bei *Lilium bulbiferum*), auf die Knospenknöllchen (bei *Ranunculas Ficaria*), sowie auf die in dem Blüthenstande von *Polygonum Viviparum* normalerweise entstehenden fleischigen Knospen hingewiesen.

[1] Vergl. Luerssen, Medicin.-pharm. Botanik. Bd. 2. pag. 295.

[2] Die männliche Zelle wirkt hier natürlich nicht eigentlich befruchtend.

[3] Vergl. de Bary, Botan. Zeitung 1878. No. 484.

Alle diese Gebilde können sich von ihrer Mutterpflanze ablösen und zur Entstehung neuer Individuen Veranlassung geben. Weiter bietet die Brutzwiebel- und die Knollenbildung vielen Pflanzen ein ausgezeichnetes Mittel zur vegetativen Vermehrung dar. Einige Pflanzen können nicht nur künstlich zur Bildung von Adventivknospen auf ihren Blättern veranlasst werden, sondern sie erzeugen dieselben auch unter gewöhnlichen Vegetationsverhältnissen und vermehren sich auf diese Weise *(Cardamine pratensis, Bryophyllum calicynum).* (Vergl. übrigens den folgenden Paragraphen). Endlich sei hier noch auf die für eine grosse Reihe phanerogamer Pflanzen charakteristische vegetative Vermehrung durch Rhizome, Ausläufer *(Fragaria)* und kriechende Stengel *(Glechoma hederacea)* aufmerksam gemacht. Die Verbreitung der Pflanzen mit Hülfe der zuletzt erwähnten Organe erfolgt häufig mit unglaublicher Geschwindigkeit.

§ 16. Die künstliche Vermehrung. Die künstliche Vermehrung der Pflanzen ist schon seit undenklich langer Zeit geübt worden, und die gärtnerische Praxis hat bei der Handhabung derselben eine grosse Reihe merkwürdiger Erscheinungen kennen gelehrt, die aber keineswegs einer wissenschaftlichen Behandlung leicht zugänglich sind.[1])

Viele Pflanzen (Rosen, Nelken, besonders aber Pappeln sowie Reben) können durch Ableger oder Absenker vermehrt werden. Die gewöhnlich angewandte Methode besteht darin, dass man einen Zweig der zu vermehrenden Pflanze nach abwärts biegt, mit einem bogenförmig gekrümmten Theil in Erde legt und in dieser so befestigt, dass die Spitze wieder frei emporragt. An dem mit Erde bedeckten Theil des Ablegers treiben Wurzeln aus, und wenn die Bewurzelung kräftig erfolgt ist, so kann man den Zusammenhang zwischen der Mutterpflanze und dem Ableger aufheben. Der letztere liefert jetzt ein neues Pflanzenindividuum.

Als Stecklinge sind allgemein abgeschnittene Pflanzentheile zu bezeichnen, denen unter geeigneten Umständen die Fähigkeit zukommt, neue Pflanzenindividuen zu liefern. Man unterscheidet Stamm- und Stengelstecklinge, Wurzelstecklinge sowie Blattstecklinge. Abgeschnittene Weidensowie Pappelzweige, die man mit ihrer Basis in Erde steckt, bewurzeln sich leicht und wachsen zu neuen Pflanzen aus. Durch Wurzelstecklinge wird z. B. die *Poulownia imperialis* vermehrt. Blattstecklinge besitzen eine besondere Bedeutung für die Vermehrung der Begonien.

Ich habe bereits im 35. Paragraphen des zweiten Theiles dieses Buches auf die Resultate umfassender Untersuchungen Vöchtings hingewiesen, über welche derselbe in seiner in der letzten Anmerkung citirten Schrift berichtet. Gewisse von Vöchting constatirte Phänomene müssen hier etwas specieller erwähnt werden, da sie eine erhebliche Bedeutung für die Theorie der künstlichen Vermehrung besitzen.[2])

[1]) Vergl. Specielles über die Methoden der künstlichen Vermehrung bei Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. 1878. pag. 224.

[2]) Die Frage nach den Ursachen der von Vöchting genauer studirten Erscheinungen gehört nicht hierher. Vergl. übrigens § 35 d. zweit. Theiles dieses Buches

Werden isolirte Zweigstücke geeigneten Vegetationsbedingungen ausgesetzt, so ergiebt sich, dass allein oder vorwiegend an der morphologischen Basis derselben Wurzeln gebildet werden, während die neuen Triebe sich an der morphologischen Spitze der Pflanzentheile bilden. Diese Erscheinungen lassen sich nicht allein constatiren, wenn man z. B. mit Internodialstücken von Begonien, die von allen Anlagen frei sind, experimentirt, sondern sie treten ebenfalls bei der Benutzung solcher Pflanzentheile hervor, welche, wie z. B. Weidenzweige, mit Knospen und Wurzelanlagen versehen sind. In diesem letzteren Falle gelangen vorwiegend die Wurzelanlagen nahe der morphologischen Basis sowie die Knospen nahe der morphologischen Spitze der Zweige zur Entwicklung, während sich z. B. die in grösserer Entfernung von der morphologischen Basis vorhandenen Wurzelanlagen nicht oder nur kümmerlich weiter ausbilden. Mit Bezug auf das Verhalten der Wurzeln, z. B. derjenigen von *Populus*, constatirte Vöchting, dass Stücke derselben, die geeigneten Vegetationsbedingungen ausgesetzt werden, an ihrer morphologischen Spitze Wurzeln, an ihrer morphologischen Basis aber Sprossen erzeugen. Sehr merkwürdig istdas Verhalten, welches die Blätter hinsichtlich ihrer Reproduktionsfähigkeit zeigen. Werden einzelne Stücke des Blattes von *Begonia Rex* oder ganze Blätter dieser Pflanze, deren Nerven an einzelnen Stellen durchschnitten worden sind, auf feuchten Boden gelegt, so ergiebt sich, dass an dem Basalende der Nerven nicht allein Wurzeln, sondern zugleich Knospen entstehen. Die Blätter der Begonien sind ursprünglich frei von Wurzel- sowie Sprossanlagen; dieselben entwickeln sich erst, wenn die Blätter z. B. in der angedeuteten Weise behandelt werden. Im Gegensatz hierzu sind die Blätter von *Cardamine pratensis* schon normalerweise mit Sprossanlagen versehen, aber dieselben verhalten sich der Hauptsache nach den *Begonia*-Blättern analog.

Im Allgemeinen ergiebt sich, dass nicht zu kleinen Theilstücken höherer Gewächse die Fähigkeit innewohnt[1]), Veranlassung zur Entstehung neuer Pflanzenindividuen zu geben. Aber während die Stammgebilde an ihrer morphologischen Basis Wurzeln, an ihrer morphologischen Spitze Sprossen erzeugen, ist mit Bezug auf die Wurzeln das Entgegengesetzte der Fall, und die Blätter produciren sowohl Wurzeln als auch Sprossen an ihrer Basis.

Ganz kurz mag hier auch noch die Vermehrung der Pflanzen durch Impfen Erwähnung finden. Die verschieden dabei zur Anwendung kommenden Methoden (das Oculiren, Pfropfen und Ablactiren) haben dies gemein, dass bei ihrer Handhabung ein Theil einer Pflanze, der Impfling (eine Knospe oder ein entwickelter Spross), auf eine andere Pflanze, das

[1]) Bei niederen Pflanzen ist die Reproductionsfähigkeit eine noch viel grössere als bei höheren. Ganz kleine Protoplasmafragmente von *Vaucheria* können sich z. B. zu einem neuen Organismus regeneriren. Vergl. Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 2, pag. 173.

Subject, künstlich übertragen wird. Soll die Operation gelingen, so muss eine durch die Erfahrung zu constatirende Fähigkeit des Impflings, auf dem Subject überhaupt zur weiteren Entwickelung gelangen zu können, vorhanden sein. Impflinge von Kirschen gedeihen z. B. nicht auf Pflaumen und Aprikosen, wohl aber lassen sich Pflaumen auf Aprikosen impfen. Birnenimpflinge schlagen auf Apfelbaumsubjecten, trotz naher Verwandtschaft beider Gewächse, nicht an; erstere gedeihen aber auf Quittensubjecten. Merkwürdig ist ferner, dass Impflinge von *Castanea vesca* auf der durchaus nicht nahe verwandten Eiche gedeihen können. (Vergl. weiteres, zumal einige Bemerkungen über Bastarderzeugung durch Impfung, im 17. Paragraphen.)

Dritter Abschnitt.

Die Bastarderzeugung und die Variations- sowie Vererbungserscheinungen im Pflanzenreich.

Erstes Kapitel.

Die Bastarderzeugung im Pflanzenreich.

§ 17. Die Entstehung der Bastarde. In der Regel vereinigen sich allerdings nur die Sexualzellen verschiedener Individuen einer Varietät oder einer Art, aber es sind auch viele Beispiele dafür bekannt, dass eine sexuelle Vermischung zwischen den Individuen verschiedener Varietäten oder Arten stattfindet. Diese Hybridation oder Bastardirung führt zur Entstehung der Pflanzenmischlinge oder Bastarde, und man kann je nach Umständen von Varietätenbastarden, Speciesbastarden und Gattungsbastarden (wenn nämlich ein Bastard durch die Verbindung zweier Individuen verschiedener Gattungen entsteht) reden. Die Lehre von der Bastardbildung besitzt für die Theorie der Sexualität eine grosse Bedeutung, so dass es schon aus diesem Grunde wichtig erscheint, den künstlich erzeugten und ebenso den in der Natur vorkommenden Bastarden ein lebhaftes Interesse zuzuwenden.

Nägeli[1]) sowie Focke[2]) haben die mit Bezug auf die Bastardbildung bekannten Thatsachein einer gründlichen kritischen Sichtung unterzogen, und sie sind dabei namentlich zu den folgenden Resultaten gelangt.[3])

1. Die Bastardbildung ist im Allgemeinen am leichtesten zwischen solchen Pflanzen möglich, welche systematisch nahe mit einander verwandt sind. Am leichtesten gelingt die Bastardbildung zwischen verschiedenen Varietäten einer Art. Schwieriger, wenn auch in sehr vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung. Nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species

[1]) Vergl. Nägeli, Sitzungsber. d. k. bayrischen Akadem. d. Wissensch. zu München. 1865, Bd. 2, pag. 395 und 1866, Bd. 1, pag. 71.

[2]) Vergl. Focke, Die Pflanzenmischlinge. 1881. pag. 451.

[3]) Die folgenden Sätze sowie diejenigen im 18. Paragraphen sind in der Form, in welcher sie hier folgen, der Hauptsache nach schon von Sachs (vergl. Lehrbuch d. Botanik, 4. Auflage, pag. 889) formulirt.

bekannt, welche zu verschiedenen Gattungen gehören. (*Lychnis* und *Silene*; *Rhododendron* und *Azalea*; *Echinocactus*, *Cereus* und *Phyllocactus*).

2. Die Fähigkeit der Species, Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen in sehr verschiedenem Grade vorhanden. Der Bastardbildung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Solaneen, Ericaceen, Ranunculaceen etc. Die hybride Befruchtung gelingt gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen, Urticaceen, Labiaten etc.

3. Ausser der nahen systematischen Verwandtschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausprägt und mit Nägeli als sexuelle Affinität bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äusseren Aehnlichkeit der Pflanzen keineswegs immer parallel.

4. Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species A und B möglich ist, so kann gewöhnlich A mit dem Pollen von B und ebenso B mit dem Pollen von A Bastarde liefern (reciproke Hybridation). Es giebt aber auch Fälle, wo die Species A nur als Vater, die Species B nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von A mit dem Pollen von B erfolglos bleibt.

5. Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend; es ist diejenige, der man die grösste sexuelle Affinität zuschreiben darf.

6. Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen oder mit einer anderen Stammform oder mit einem Bastard anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt.

7. Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt. Thuret erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von *Fucus vesiculosus* mit den Spermatozoiden von *Fucus serratus* vermischte. Auch sind einige Moose und Farnkräuter im Stande, Bastarde zu bilden. Ebenso existiren Coniferenbastarde.

8. Es gelingt nicht allein, Bastarde auf sexuellem Wege zu erzeugen, sondern man kann bei manchen Pflanzen auch durch Impfung zu einem derartigen Resultat gelangen (Impfbastarde).[1]) Es ist z. B. gelungen, die Panachirung der Blätter von *Abutilon Thompsoni* durch Impfung auf andere *Abutilon*-Arten, welche vorher grüne Blätter besassen, zu übertragen. Ebenso sind Impfbastarde in den Gattungen *Cytisus*, *Rosa*, *Helianthus* etc. beobachtet worden.

---

[1]) Literatur: Lindemuth, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 7, pag. 906; Frank, in Schenk's Handbuch d. Botanik, Bd. 1, pag. 466; Focke, Die Pflanzenmischlinge, 1882, pag. 518.

§ 18. Die Eigenschaften der Bastarde. Die Erfahrungen über die Eigenschaften der Bastarde sind in den im vorigen Paragraphen namhaft gemachten Schriften zusammengestellt, und es ist hier insbesondere das Folgende zu bemerken.

1. Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält er ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen. Dem männlichen Elemente einer- und dem weiblichen Elemente andererseits muss also bei der Zeugung im Allgemeinen der gleiche Werth zugesprochen werden. Es giebt aber einzelne Bastarde, bei deren Entstehung das männliche oder das weibliche Element in ganz bestimmter Weise einen überwiegenden Einfluss geltend machen. (Vergl. Focke's citirte Schrift, pag. 470.)

2. Die Merkmale der Eltern werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass sich in jedem Merkmal der Einfluss beider Eltern kundgiebt; es findet eine gegenseitige Duchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt. Ausnahmen von dieser Regel sind aber beobachtet worden. So kommt es vor, dass die Farbe der Blüthen eines Bastardes nicht als Mischung der Blüthenfarben seiner Stammformen erscheint, sondern dass die Blüthenfarben der Eltern getrennt neben einander an den Blüthen des Bastardes auftreten, wodurch diese ein gestreiftes oder geflecktes Aussehen erlangen.

3. Abgesehen von den ererbten Merkmalen besitzen die Bastarde gewöhnlich noch neue Merkmale, durch welche sie sich von beiden Stammformen unterscheiden. Als solche neue Merkmale sind z. B. die folgenden zu nennen: Die Bastarde, zumal die Varietätsbastarde, zeigen die Neigung, stärker, als es die Stammformen thun, zu variiren. Die meisten Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität sehr geschwächt, ein wichtiges Merkmal der Bastarde, das aber keineswegs allgemeine Gültigkeit besitzt. Es giebt Speciesbastarde (vergl. Focke's Schrift, pag. 479), die keine Verringerung der Fruchtbarkeit erkennen lassen. Die Schwächung der Sexualität ist bei den Varietätsbastarden gewönlich eine geringe, aber da es auch Specisbastarde giebt, die sich in der nämlichen Weise verhalten, so dürfen die erwähnten Eigenschaften der Bastarde nicht unbedingt zur Bestimmung der Grenzen zwischen Arten und Varietäten benutzt werden. Manche Bastarde zeichnen sich vor ihren Stammformen durch besonders kräftigen Wuchs aus; andere entwickeln sich dagegen viel kümmerlicher, als diese letzteren.

4. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so macht sich die Variabilität in der zweiten sowie den folgenden Generationen um so mehr geltend, je vollständiger sie in der ersten Generation mangelte. Werden die Bastarde durch Inzucht weiter fortgepflanzt, so tritt oft, zumal bei den Varietätenbastarden, ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der Stammformen hervor.

Zweites Kapitel.

Die Variations- und Vererbungserscheinungen im Pflanzenreich.

§ 19. Die Variationserscheinungen.[1]) Für die gesammten biologischen Wissenschaften hat in der neueren Zeit die schon von Lamarck in dessen Zoologie philosophique, 1809 entwickelte Descendenztheorie, die dann von Darwin im Zusammenhange mit der Selectionstheorie tiefer begründet worden ist, die ausserordentlichste Bedeutung gewonnen. Es ist hier nicht der Ort, die Principien der Descendenz- und Selectionstheorie darzulegen und diejenigen Thatsachen geltend zu machen, welche als sichere Stützen jener Theorien bekannt sind, aber es muss hier betont werden, dass von den verschiedenen Momenten, die bei der Entstehung der Arten thätig waren und sind, zwei Momente, nämlich die Variation sowie die Vererbung, ein ganz speciell physiologisches Interesse beanspruchen, und mithin etwas eingehender behandelt werden müssen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Pflanzenformen zu variiren vermögen. Sie bewahren keineswegs immer diejenigen Merkmale, welche wir bei der Charakteristik der Species zusammenzufassen pflegen. Die Constanz der Arten ist bei genauerer Untersuchung nicht vorhanden. Ein neu entstehendes Individuum ist seinen Eltern allerdings ähnlich und zwar oft ausserordentlich ähnlich, aber es sind demselben doch auch gewisse Merkmale eigenthümlich, durch welche es sich von seinen Eltern unterscheidet. Mit dem Gesagten scheint nun die Thatsache der grosson Constanz vieler Gewächse, zumal der wildwachsenden Pflanzen, im offenen Widerspruch zu stehen; indessen es ist zu betonen, dass diese Constanz keine absolute, sondern eben nur eine scheinbare ist. Es braucht ja die Variation keineswegs immer so weit zu gehen, dass wir den Erfolg derselben unmittelbar wahrzunehmen im Stande sind; vielmehr sind die Differenzen zwischen bestimmten Individuen und ihren Eltern oder gar ihren längst zu Grunde gegangenen Vorfahren oft äusserst unbedeutende und für uns nicht festzustellende.

Die Thatsache der Variabilität der Pflanzenformen ist so bekannt, dass es genügen wird, einige Beispiele, welche den Modus der Variation specieller darthun, anzuführen. Duchesne erhielt 1761 bei der Aussaat der Samen von *Fragaria vesca* ein Exemplar, dessen Blätter nicht gedreit, sondern einfach waren. Godron erhielt bei der Cultur von *Datura Tatula* eine Pflanze, welche nicht mit Stacheln besetzte, sondern völlig glatte Kapseln hervorbrachte. Manche der wildwachsenden Pflanzen neigen ausserordentlich zur Bildung ausgeprägter Varietäten, z. B. die *Rubus-*

[1]) Literatur: Darwin, Entstehung der Arten; Darwin, Das Variiren der Pflanzen und Thiere im Zustande der Domestication; Nägeli, Sitzungsber. d. k. bayr. Akadem. d. Wissensch. in München, 1865, Bd. 2, pag. 228; Haeckel, Generelle Morphologie, 1866, Bd. 2, pag. 196; Sachs, Lehrbuch d. Botanik, 4. Auflage, pag. 894.

sowie *Hieracium*-Arten; andere variiren nur unbedeutend. Auf einer Wiese fand ich ein Exemplar von *Salvia pratensis* mit grün und weiss gefleckten Blättern, während alle übrigen Individuen der genannten Pflanze normal grün gefärbte Blätter besassen. Bei der Cultur vieler Maispflanzen sah ich ein Pflänzchen aus einem Samen hervorgehen, welches vollkommne chlorotische Blätter besass. Eine derartige Abänderung kann natürlich nicht Veranlassung zur Entstehung einer neuen Varietät geben, da vollkommen chlorotische Gewächse sich in Folge des Chlorophyllmangels nicht zu ernähren vermögen. Die Farbe der Blüthen vieler Pflanzen variirt sehr, und es verdient besondere Beachtung, dass zuweilen an einem Standort nur Pflanzen mit in bestimmter Weise gefärbten Blüthen auftraten. So sah ich die *Anemone memorosa*, welche gewöhnlich weisse Blüthen erzeugt, an einem bestimmten Standorte ausschliesslich roth blühend. Auffallend geneigt zur Variation sind die Bastarde. In vielen Fällen variiren die Pflanzen aber nicht nur in einer, sondern in verschiedenen Richtungen, und es können somit aus einer Stammform mannigfache Varietäten entstehen. So sind seit 1802 aus der einfachen, gelb blühender Stammform von *Dahlia variabilis* in den Gärten die überaus zahlreichen Varietäten dieser Pflanze hervorgegangen, und die zahlreichen Kohlvarietäten, welche von *Brassica oleracea* abstammen, sind ebenfalls sehr bekannt.

Es ist nun mit Nachdruck zu betonen, dass manche Variationserscheinungen, die an Pflanzen auftreten, rein individuell sind, d. h. die Nachkommen desjenigen Individuums, welches die Abänderung zeigte, sind wieder der Stammform ähnlicher, als ihrer Mutterpflanze. Ein solcher Rückschlag (Atavismus) macht sich allerdings vorwiegend in der ersten oder den ersten Generationen variirender Gewächse geltend; zuweilen tritt er aber selbst an den bereits constant gewordenen Varietäten in mehr oder minder ausgeprägter Weise plötzlich hervor. Gewöhnlich ist dies letztere aber nicht der Fall. Wenn die Abänderung, welche ein Individuum erfahren hat, keine rein individuelle bleibt, sondern durch Vererbung auf die Nachkommen übergeht, so kann allmählich die Differenz zwischen der ursprünglichen Stammform und den Descendenten eine sehr bedeutende werden. Wir brauchen uns z. B. nur vorzustellen, dass die Nachkommen desjenigen Individuums, welches zuerst variirte, wieder und zwar in der nämlichen Richtung wie dieses letztere variiren, um eine klare Vorstellung über den Erfolg des Abänderungsvorganges zu erlangen. Der Modus der Abänderung wird durch Vererbung von einer auf die folgenden Generationen übertragen, und durch immer in der gleichen Richtung erfolgende weitere Abänderung muss eine Accumulation neuer Eigenschaften bei der Varietätenbildung erzielt werden, so dass die Differenz zwischen der Stammform und deren Nachkommen schliesslich sehr erheblich wird.

Wenn eine wildwachsende Pflanze nach dieser oder jener Richtung variirt, und die neu erworbenen Eigenschaften sind derselben im Kampfe

ums Dasein vortheilhaft, so wird die Abänderung, im Falle dieselbe keine rein individuelle war, sondern durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen und bei diesen durch Accumulation eine immer ausgeprägtere wird, zur Entstehung einer bestimmten Varietät und schliesslich zur Entstehung einer neuen Art führen können. Bei unsern Culturpflanzen ist es dagegen nicht diese natürliche Zuchtwahl im Kampfe ums Dasein, welche Veranlassung zur Entstehung neuer Pflanzenformen giebt, sondern dieselbe kommt hier durch künstliche Zuchtwahl zu Stande. Der Mensch sucht seinen Pfleglingen möglichst günstige Existenzbedingungen zu schaffen; er wählt diejenigen Individuen zur Nachzucht aus, welche die für ihn werthvollen Eigenschaften in besonders ausgeprägter Weise erkennen lassen, und auf diese Weise werden Varietäten gezüchtet, die den Bedürfnissen des Menschen in sehr vollkommener Weise entsprechen. Interessante Belege für die Richtigkeit dieser Anschauung hat Darwin beigebracht. Ebenso vergleiche man die Schrift von Patrick Schirreff „Die Verbesserung der Getreidearten" aus dem Englischen übersetzt von Hesse, Halle 1880.

Wir haben endlich noch die Frage nach den Ursachen der Variationserscheinungen ins Auge zu fassen, und mit Bezug auf dieselbe ist häufig der Standpunkt vertreten worden, dass die Variation ausschliesslich durch den Einfluss äusserer Verhältnisse auf den Organismus hervorgerufen werde. Wenn Pflanzen nicht genau die nämlichen Eigenschaften wie die Stammformen erkennen lassen, so kann diese Erscheinung dadurch bedingt sein, dass sich die ersteren während ihrer individuellen Existenz nicht absolut genau den gleichen Lebensbedingungen wie die letzteren ausgesetzt befanden (direkte Variation); andererseits ist das Zustandekommen einer Abänderung aber auch dadurch möglich, dass die Stammformen unter dem Einfluss bestimmter äusserer Umstände Modificationen erleidet, die zwar an den direkt betroffenen elterlichen Organismen noch nicht sichtbar hervortreten, aber durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen und an diesen feststellbar werden (indirekte Varietäten).

Nägeli (l. c. pag. 231) hat hingegen auf Grund ungemein sorgfältiger Untersuchungen, zumal über die Gattung *Hieracium*, den folgenden Satz ausgesprochen: „Die Bildung der mehr oder minder constanten Varietäten oder Racen ist nicht die Folge und der Ausdruck der äusseren Agentien, sondern wird durch innere Ursachen bedingt."

Nägeli stützt sich bei seinen Ausführungen namentlich auf die Thatsache, dass einerseits aus einer Pflanze unter den gleichen Bedingungen verschiedene Varietäten hervorgehen können, und dass andererseits die nämlichen Varietäten einer Pflanze nicht selten an sehr verschiedenen Localitäten auftreten.

Dass äussere Verhältnisse von ganz wesentlichem Einfluss auf die Eigenschaften der Pflanzen sind, ist ganz unzweifelhaft. Ich erinnere mit Rücksicht auf die hier in Rede stehenden Fragen z. B. an die durchaus verschiedenartige morphologische Ausbildung vieler Wurzeln, je nachdem sich

diese Organe der Pflanzen im Boden oder in einer Nährstofflösung ausbilden, und an den Einfluss, den Verschiedenartigkeiten der Beleuchtungsverhältnisse auf den anatomischen Bau der Blätter ausüben. Man darf auch sicher annehmen, dass solche durch äussere Einflüsse hervorgerufene Abänderungen, wenn auch zunächst nur in unbedeutendem Grade, vererbt werden können, obgleich maassgebende bezügliche Untersuchungen nicht vorliegen.

Andererseits ist aber gar nicht ausgeschlossen, dass auch durch rein innere Ursachen Variationen der Pflanzen zu Stande kommen, und zwar wird das Causalitätsprincip durch eine solche Annahme in keiner Weise verletzt. Wir haben uns die physiologischen Elemente des Protoplasmas nach allem, was wir über dieselben wissen, als ausserordentlich veränderliche Gebilde vorzustellen, und die Gruppirung der Atome der physiologischen Elemente kann durch gewisse in diesen letzteren selbst zur Geltung kommende Kräfte ohne Mitwirkung äusserer Einflüsse Abänderungen erfahren, so dass neue physiologische Elemente mit specifisch neuen Eigenschaften entstehen. Damit ist aber auch die Ursache für das Zustandekommen einer äusserlich wahrnehmbaren Variationserscheinung des pflanzlichen Organismus gegeben.

§ 20. Die Vererbungserscheinungen. Es ist eine bekannte Thatsache, dass neu entstehende Pflanzenindividuen ihren Stammformen zwar nicht absolut, aber doch in allen wesentlichen Punkten gleichen. Diese Aehnlichkeit wird aber der Hauptsache nach keineswegs dadurch bedingt, dass die Stammformen einer- und die neu entstehenden Individuen andererseits während ihrer embryonalen sowie ihrer späteren selbständigen Entwicklung unter nahezu den nämlichen Existenzbedingungen zur Ausbildung gelangen, sondern jene Aehnlichkeit ist wesentlich Folge der Vererbung.[1])

Ueber das Wesen der Vererbung sind bereits eine Reihe von Ansichten ausgesprochen worden. So hat z. B. Darwin in seinem Werke über das Variiren der Pflanzen und Thiere im Zustande der Domestication die Pangenesishypothese aufgestellt, aber ich kann mich hier nicht auf eine Darstellung und Kritik dieser Hypothese sowie anderweitiger Hypothesen einlassen. Im Folgenden mögen nur einige Gesichtspunkte zur Geltung gebracht werden, welche mir für die Behandlung des überaus schwierigen Problems der Vererbung von Bedeutung zu sein scheinen.

1. Ich habe schon mehrfach die Ansicht ausgesprochen, dass meiner Ueberzeugung nach die Verschiedenartigkeit der Pflanzenformen auf der substanziellen Verschiedenartigkeit ihrer lebendigen Eiweissmoleküle oder physiologischen Elemente beruht. Die männlichen und weiblichen Sexualzellen verschiedener Pflanzen sind daher auch nicht von gleicher Natur, sondern stofflich verschieden. Somit kann die substanzielle Be-

---

[1]) Selbstverständlich können die ererbten Eigenschaften nur dann thatsächlich massgebend für die Entwicklung eines Organismus werden, wenn sich derselbe den für seine Ausbildung überhaupt geeigneten äusseren Bedingungen ausgesetzt befindet.

